

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE
UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Directeur: Prof. Robert MATTHEY

Etude de *Salmincola mattheyi* n. sp.

Copépode parasite de l'Ombre-Chevalier
(*Salmo salvelinus* L.)

par

Olivier DEDIE

Avec la planche 1 et 54 figures dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
Avant-propos	1
Introduction systématique et historique	2
Matériel et Technique	7
Observations personnelles	12
1. La morphologie et l'anatomie de la femelle adulte . . .	12
2. Les stades embryonnaires et larvaires	25
3. La femelle au moment de l'accouplement. Le mâle adulte. L'accouplement	44
4. La biologie larvaire	54
Conclusions	61
Auteurs cités	62

AVANT-PROPOS

Au début de l'année 1938, un pêcheur de Rolle me montrait des Ombles-Chevaliers qu'il avait pêchés, et sur le corps desquels étaient fixés des Copépodes parasites qu'un examen sommaire nous permit de rapporter au genre *Salmincola* et probablement à

l'espèce *S. heintzi* NERESHEIMER, détermination que nous devons reviser par la suite.

L'intérêt que présente le mode de vie des Copépodes parasites est si grand que le Professeur R. MATTHEY me proposa d'entreprendre l'étude complète, systématique, morphologique et biologique de cet animal, dont la présence dans le Léman n'avait jamais été signalée.

Dès le début de notre entreprise, des difficultés techniques se présentèrent et ce n'est qu'après plusieurs mois d'efforts et de persévérance que nous avons commencé à obtenir des résultats positifs. Je dois donc toute ma gratitude à mon maître, le Professeur R. MATTHEY, pour les directives qu'il m'a données au cours de ce travail; je lui sais gré de ses encouragements et de son optimisme dans les moments où la nature semblait se refuser à nous livrer son secret. Je remercie les D^{rs} J. DE BEAUMONT, Chef de Travaux et P. MURISIER, Conservateur du Musée de Zoologie, pour l'intérêt et les suggestions qu'ils m'ont prodigués. Ma reconnaissance va aussi à M. F. PORCHET, Chef du Département de l'Agriculture du Canton de Vaud, grâce à qui j'ai obtenu l'autorisation spéciale de pêcher des Poissons de toutes dimensions, ainsi qu'à M. H. YERSIN, Préfet de Rolle, qui m'a facilité la tâche par son obligeance compréhensive. Enfin, je remercie mes collaborateurs immédiats les pêcheurs de Rolle et en particulier M. J. BECK, qui m'ont toujours procuré avec une bonne grâce parfaite le matériel que je désirais.

INTRODUCTION SYSTÉMATIQUE ET HISTORIQUE

Les *Salmincola* sont des Copépodes appartenant à la famille des *Lernaeopodidae*, parasites ectodermiques de Poissons. Le dimorphisme sexuel est chez eux très marqué. Les femelles mûres sont fixées et montrent une organisation anatomique passablement dégradée; les mâles, moins spécialisés, sont capables de se déplacer à la surface de leur hôte; les larves, extrêmement agiles, assurent la propagation de l'infection. La classification systématique des différents groupes est basée principalement sur les caractères morphologiques des femelles qui, plus fréquentes et plus grandes

que les mâles, sont mieux connues que ces derniers. Voici comment on caractérise généralement les *Lernaeopodidae*:

Le corps de la femelle adulte est divisé plus ou moins nettement en deux par un sillon séparant la tête du tronc. La tête comprend le céphalon plus une partie du thorax; le tronc est formé du reste du thorax, du segment génital et du postabdomen. Le tronc est imparfaitement segmenté, peu allongé et en forme de sac.

Les jeunes stades copépodites montrent une segmentation troncale apparente, mais qui disparaît graduellement avec la maturité dans les genres *Clavella*, *Basanistes* et *Salmincola*, alors qu'elle persiste, à la partie antérieure du tronc seulement, chez les *Lernaeopoda*. L'abdomen des *Achtheres* et *Naobranchia* est toujours bien différencié, tandis que sa partie basale subsisterait seule chez les *Salmincola* et *Clavella*.

Les appendices, à part les Mx_2 et les Mxp sont peu développés.

Les antennules (A_1) sont petites, filiformes et formées de peu d'articles; dans le genre *Salmincola* elles comptent trois articles peu différenciés.

Les antennes de la deuxième paire (A_2) sont courtes et bifides.

Les mandibules (Md) sont disposées à la commissure des deux lèvres formant le siphon buccal; elles sont dentées sur leur bord interne.

Les premières maxilles (Mx_1) sont de taille très réduite, et celles des *Salmincola* portent trois épines.

Les deuxièmes maxilles (Mx_2) sont les appendices les plus développées; elles sont insérées latéralement; distalement, elles convergent vers la face ventrale et se soudent l'une à l'autre sur un bouton de fixation impair, en forme de champignon.

Les maxillipèdes (Mxp) sont bien développés, biarticulés et terminés par une griffe.

À l'extrémité postérieure du tronc sont suspendus deux sacs ovigères allongés et contenant de petits œufs disposés sur plusieurs rangées.

Les mâles des *Lernaeopodidae* sont en général mal connus; ils se distinguent des femelles par une taille plus faible et par le fait que, leur développement s'arrêtant de bonne heure, ils conservent une ressemblance assez grande avec la forme larvaire dont ils dérivent; l'absence d'appareil de fixation impair chez l'adulte est caractéristique.

Dans la plupart des genres, la larve passe par les stades *Nauplius* et *Métanauplius* à l'intérieur de l'œuf, et l'éclosion a lieu au premier stade copépodite. Cette larve copépodite nageuse se fixe sur son hôte; chez la femelle, les stades suivants, copépodites fixés et adultes sont parasites.

En ce qui concerne le *Salmincola*, sujet de ce travail, nous avons vu que les tables d'ouvrages classiques, tels la « Süsswasser-fauna » de BRAUER ou la « Tierwelt Mittel-Europa's » de BROHMER,

nous conduisirent à l'espèce *S. heintzi*.

Pour plus de certitude, nous avons consulté la description originale du *Salmincola heintzi* mise à notre disposition par son auteur M. le Prof. E. NERESHEIMER. Nous avons alors constaté les différences suivantes entre le *S. heintzi* et notre *Salmincola* sp.:

Au point de vue morphologique, les sacs ovigères de *S. heintzi*, longs de 4 mm., contiennent huit rangées d'œufs, visibles sur des coupes transversales. Le sac entier, vu de profil, montre quatre files distinctes.

Ces chiffres huit et quatre deviennent six et trois dans notre espèce où la longueur du sac varie de 2,5 à 6,5 mm. Le bouton de fixation de *S. heintzi* a un diamètre maximum de 0,75 mm.; sa forme est celle d'un entonnoir; une échancrure dans le disque de fixation concave le fait ressembler à un *Stentor*; à l'extrémité distale des appendices de fixation, les canaux des deux bras se réunissent en un unique canal axial qui pénètre dans le bouton. Voici, par contre, comment se présentent ces caractères chez notre *Salmincola*:



FIG. 1.

Bouton de fixation chez l'animal vivant.
Microphoto $\times 25$.

le diamètre du bouton fixateur varie chez l'animal conservé de 0,8 à 0,9 mm. et chez l'animal vivant de 1,0 à 1,2 mm.; sa forme est celle d'un champignon à symétrie axiale parfaite, la partie distale du disque étant convexe chez l'animal vivant et légèrement concave après conservation (fig. 1 et 3); les canaux des deux bras se prolongent dans le bouton de fixation par deux cavités qu'une cloison sépare complètement (fig. 1 et 2).

Au point de vue biologique, les uniques exemplaires connus de *S. heintzi* ont été trouvés au nombre de six, sur les branchies d'un Omble pêché dans le lac de Starnberg en Bavière, alors que j'ai observé des centaines de *Salmincola* lémaniques fixés sans une seule exception sur la peau et les nageoires de leur hôte.

NERESHEIMER ne décrit pas les appendices céphaliques de son espèce dont, malheureusement, les six uniques exemplaires (type et cotypes) ont disparu, comme nous l'avons appris de NERESHEIMER lui-même et du Dr VEUSCHMANN, Directeur de la Bayerische Biologische Versuchsanstalt de Munich, savants que je tiens à remercier ici pour les renseignements qu'ils nous ont fournis. Cette perte du type de *S. heintzi* est regrettable, car nous aurions désiré le comparer avec nos spécimens. Cependant les différences morphologiques que nous avons mentionnées et le fait surtout que notre *Salmincola* est un parasite de la peau de *Salmo salvelinus*, nous ont amené à le considérer comme représentant une espèce nouvelle. Il est en effet très frappant de constater que, contrairement à tous les *Salmincola* connus — branchicoles sans exception —, l'espèce qui nous occupe est cuticole. Qu'il me soit permis de dédier à mon maître cette espèce nouvelle à laquelle je donnerai le nom de *Salmincola mattheyi* n. sp.

Le lecteur trouvera dans le travail classique de WILSON (1915) un excellent historique des recherches systématiques anciennes sur les *Lernaeopodidae*. Je rappellerai ici que cette famille fut créée par MILNE EDWARDS en 1840, mais que son acception moderne n'est plus tout à fait celle que lui donnait cet auteur.

Parmi les *Lernaeopodidae*, le genre *Salmincola*, dont j'ai donné plus haut la diagnose, a été défini par WILSON en 1915; dans ce genre, WILSON lui-même a réuni 20 espèces américaines, certaines

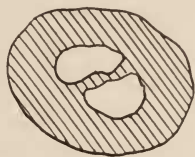


FIG. 2.

Coupe schématique à travers le pédoncule de fixation. Remarquer le double canal intérieur. $\times 45$.

d'entre elles se retrouvant en Europe. Une revision récente des Copépodes parasites a été publiée par E. WAGLER (1937) pour qui l'Europe centrale compte deux espèces de *Salmincola* seulement: *S. salmonea* L. et *S. heintzi* Neresheimer. Je me suis alors demandé si ces Crustacés avaient été signalés dans notre pays. F.-A. FOREL (1901), dans sa classique monographie du Léman, ne mentionne pas un seul Lernéopodide, alors que V. FATIO (1890), auteur de la « Faune des Vertébrés de la Suisse », cite sous le nom de *Lernaeopoda salmonea* (Major), un ectoparasite de l'Omble-Chevalier, dont il ne précise malheureusement pas la localisation sur son hôte; il semble probable que FATIO ait eu en vue l'espèce décrite par LINNÉ sous le nom de *Lernaeopoda salmonea* L., et que WILSON a fait rentrer dans son genre *Salmincola*. Comme on le sait, il s'agit d'un parasite branchicole du Saumon et de l'Omble.

Chose curieuse, THIÉBAUD (1915), à qui nous devons une étude d'ensemble des Copépodes de la Faune suisse, ne paraît pas avoir remarqué la brève note de FATIO puisqu'il ne signale, dans notre pays, que deux *Lernaeopodidae*: *Basanistes coregoni* Neresheimer et *Achtheres coregoni* Baumann. Cette dernière espèce, décrite deux ans auparavant d'après des exemplaires provenant des lacs de Zoug et de Zürich, n'est d'ailleurs pas citée par WAGLER dans sa revision générale de la « Tierwelt Mitteleuropas » à laquelle j'ai fait tout à l'heure allusion. Plus anciennement, E. NERESHEIMER 1909 ne connaissait, lui aussi, que les deux *Lernaeopoda* (= *Salmincola*) mentionnés par WAGLER.

On pourrait alors supposer que l'espèce qui nous occupe ne s'est répandue que récemment dans notre pays, puisque les auteurs ne l'ont jamais observée. Qu'il n'en soit pas ainsi résulte du fait que dans les collections du Musée d'Histoire naturelle de Genève, il existe plusieurs exemplaires typiques de *S. mattheyi*, récoltés en 1904 sur les nageoires d'un Omble provenant de la baie de Rolle. Je remercie très vivement le Dr J. CARL, sous-directeur du Muséum de Genève, qui a bien voulu me faire part de cette observation.

En dehors du cadre géographique étroit de notre pays et de l'Europe centrale, l'étude des *Salmincola* n'a guère progressé depuis l'époque où WILSON publia son travail fondamental; je ne vois guère à signaler qu'une brève étude d'ensemble due à N. FASTEN et parue en 1921, étude dans laquelle cet auteur résume les connais-

sances acquises. Récemment, MESSJATZEFF a décrit trois nouveaux *Salmincola* du lac Baïkal.

J'ai alors examiné la littérature relative à l'ensemble des *Lernaeopodidae*; plusieurs travaux sont particulièrement intéressants pour notre propos: en particulier celui de C. B. WILSON sur le développement de l'*Achtheres ambloplitis* Kellicott, et du Dr F. ZANDT sur l'*Achtheres pseudobasabistes* Neresheimer; ce dernier auteur nous donne en outre d'intéressantes indications sur la biologie de ce parasite, qui se rapproche de notre *Salmincola*. Nous n'avons pu consulter que partiellement les travaux de N. FASTEN sur le *Lernaeopoda edwardsii* Olsson, mais nous lui emprunterons tout de même une description, citée par WILSON, de la fixation du parasite sur son hôte. Enfin un travail de thèse de M. GOUILLIART nous donne de bons renseignements sur la spermatogénèse et l'ovogénèse chez les Copépodes parasites; malheureusement la faible dimension des éléments cellulaires et des difficultés très grandes d'ordre technique, ne nous ont pas permis d'entreprendre l'étude cytologique de *Salmincola mattheyi*.

En somme l'impression qui résulte d'une analyse générale de la littérature, c'est que la famille des *Lernaeopodidae* représente un groupe systématiquement et biologiquement encore très imparfaitement étudié en Europe.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

a) RÉCOLTE DU MATÉRIEL.

Dans le Léman, l'Omble-Chevalier (*Salmo salvelinus* L.), hôte de notre *Salmincola*, est capturé au filet ou à l'hameçon. Dans le premier cas, les Poissons sont rarement remontés vivants à la surface, les filets étant tendus pendant un à deux jours par 40 mètres de fond; d'autre part, les Poissons se débattent dans les mailles et se débarrassent ainsi de leurs parasites.

Par contre, la pêche à l'hameçon est un moyen idéal pour récolter du matériel vivant. Nous pêchons à la ligne trainante: un fil de maillechort lesté d'un poids de plomb, ce qui lui assure une position verticale, porte des lignes terminées par une cuillère pourvue d'un hameçon. Lorsque le bateau avance, ces lignes prennent une

position oblique et les cuillères vivement agitées constituent un appât par lequel le Poisson se laisse abuser. Lorsqu'un Poisson est pris, les secousses qu'il communique à la ligne sont transmises, sur le bateau, à une petite cloche qui tinte au moindre tressaillement. Le Poisson, capturé entre 30 et 60 mètres, est alors remonté. L'Ombre arrive toujours vivant à la surface, mais fortement dilaté par la dépression; quelques individus sont capables d'évacuer l'air contenu en excès dans leur vessie natatoire et peuvent alors être conservés en vie. C'est en particulier le cas pour les Ombles les plus petits, lesquels représentent ainsi un matériel de choix. Cependant, pour garder vivants les animaux ainsi dégonflés, il importe de les maintenir dans une eau dont la température n'excède guère celle du fond (6° à 11°). En hiver, cette condition est facilement remplie; en été, par contre il faut refroidir avec de la glace l'eau du bac contenant les Ombles. Au début de mes recherches, avant que je me fusse rendu compte de l'importance du facteur température, je croyais que les Poissons remontés des grandes profondeurs mouraient de troubles circulatoires dus à la dépression et je désespérais de jamais pouvoir conserver en surface des Ombles vivants plus de quelques heures. Des Ombles chez lesquels la dilatation n'a pas causé de lésions et qui ont évacué l'excès gazeux de leur vessie, vivent très bien à pression ordinaire, dans une eau dont la température ne dépasse pas 14° .

Il semble donc que la mort soit due à la différence thermométrique, bien plus qu'à la dépression. Nous avons pu dès lors conserver des Ombles vivants au laboratoire de zoologie de Lausanne, leur transport s'effectuant en automobile dans un bac réfrigéré.

Le résultat ne fut cependant pas complètement satisfaisant. En été, l'eau courante à Lausanne atteint 14° et nos Poissons ne vivaient guère plus d'une semaine. En outre, j'ai eu à lutter contre une saprolégniase très virulente à laquelle mes sujets affaiblis n'opposaient qu'une faible résistance. Ce n'est donc qu'en hiver que je pus garder des Ombles vivants plus d'un mois dans l'eau courante à Lausanne, la température de l'eau descendant en cette saison à 9° . Malgré toutes les précautions prises, les pertes sont fréquentes; l'Ombre en aquarium se nourrit mal, ou pas du tout, et, au bout d'un mois environ, meurt d'inanition. Je noterai, par contre, que cinq Ombles introduits dans un étang peu profond ont survécu tout l'hiver.

Pour les expériences d'infestation expérimentale, l'Ombre adulte demeurant un Poisson difficilement adaptable à la vie en aquarium et de manipulation difficile, l'idéal était d'utiliser de jeunes sujets habitués dès l'éclosion à la vie en surface et à une eau relativement chaude. Ce matériel ne se rencontrant pas plus dans la nature que dans le commerce, nous avons essayé d'incuber des œufs provenant de la pisciculture cantonale de Zoug et que nous avons placés directement dans l'eau de la ville de Lausanne, eau qui accusait une température de 11°. Malgré ce degré relativement élevé, alors que l'optimum pour l'incubation des œufs d'Ombre est de 6°, nous eûmes 60% d'éclosions. Pendant toute la période de résorption de la vésicule vitelline, le déchet fut faible. Au mois de février, une fois cette résorption terminée, nous commençâmes à nourrir nos alevins. Alimentés quotidiennement avec des *Tubifex*, les jeunes Ombres se sont bien développés et ont constitué, pour nos expériences d'infestation expérimentale, un matériel de choix. Bien adaptés à la vie en aquarium, ces Poissons rendent l'expérimentation plus précise, grâce à leur dimension (2 cm.) et à la facilité de leur manipulation.

C'est en participant à de nombreuses pêches et en examinant des centaines de Poissons, que je pus récolter les parasites nécessaires à cette étude. Les *Salmincola* furent fixés sur place, lorsque je les destinais à l'étude histologique, ou conservés vivants pour l'étude biologique, dans une éprouvette contenant de l'eau froide et placée, en été, dans une bouteille thermos avec un peu de glace.

b) TECHNIQUE HISTOLOGIQUE.

Le matériel spécialement destiné à l'étude histologique fut fixé avec les liquides de DUBOSQ-BRAZIL, de CARNOY et de NAVASHIN.

Les appendices des *Salmincola* adultes ont été étudiés en place ou après dissection sous le binoculaire; il est avantageux de fixer l'animal au formol à 5%, ou à l'alcool-formol-acétique, ces liquides conservant une grande transparence aux appendices chitineux. Le montage « in toto » des animaux pour l'observation microscopique fut effectué comme suit:

- 1° fixation au formol, ou à l'alcool-formol-acétique;
- 2° lavage à l'eau;

- 3° séjour durant 5 à 6 jours dans une solution aqueuse très diluée d'hémalun, avec addition d'acide phénique pour éviter les moisissures;
- 4° différenciation à l'alcool acidifié par quelques gouttes d'HCl;
- 5° bleuissement de la pièce dans un bain d'eau alcalinisée par du Li_2CO_3 ;
- 6° déshydratation par les alcools à 70°, 90° et 100°;
- 7° éclaircissement dans trois bains successifs de benzoate de méthyle suivis d'un lavage au benzol;
- 8° passage dans une solution de baume de Canada dans le benzol que l'on laisse évaporer lentement;
- 9° montage sur porte-objet.

Cette méthode a l'avantage de colorer les organes internes tout en laissant transparents les téguments chitineux de l'animal, ce qui permet l'observation des organes en place. Nous avons utilisé la même méthode pour le montage « in toto » des stades larvaires, mais nous nous sommes contentés de la coloration produite par le liquide fixateur picriqué (DUBOSQ-BRAZIL). Notons que c'est dans le bain intermédiaire de benzoate de méthyle qu'il est le plus facile de détacher les formes larvaires fixées à la peau du Poisson. Ces larves n'ayant pas plus d'un mm. de long, l'opération est très délicate, mais facilitée par le benzoate de méthyle qui rend l'animal résistant sans trop le durcir. Pour ce genre de dissection et pour celle des appendices buccaux chez les parasites adultes, j'ai utilisé des épingles entomologiques 000 emmanchées dans des tubes de verre, la partie de l'aiguille introduite dans le tube étant fixée avec de la cire à cacheter.

Inclusions et coupes. — Après avoir essayé sans succès les méthodes classiques, nous avons découvert une technique d'inclusion qui nous donna d'excellents résultats et que nous avons empruntée à la « Methodik der wissenschaftlichen Biologie »:

- 1° fixation au DUBOSQ-BRAZIL, NAVASHIN ou CARNOY;
- 2° déshydratation par les alcools 70°, 90° et 100°;
- 3° trois bains dans une solution à 1% de celloïdine anhydre dans du benzoate de méthyle;
- 4° lavage dans deux bains consécutifs de benzol;

5° bain d'une heure dans une solution de paraffine à 30° dans le benzol;

6° deux bains de paraffine et inclusion.

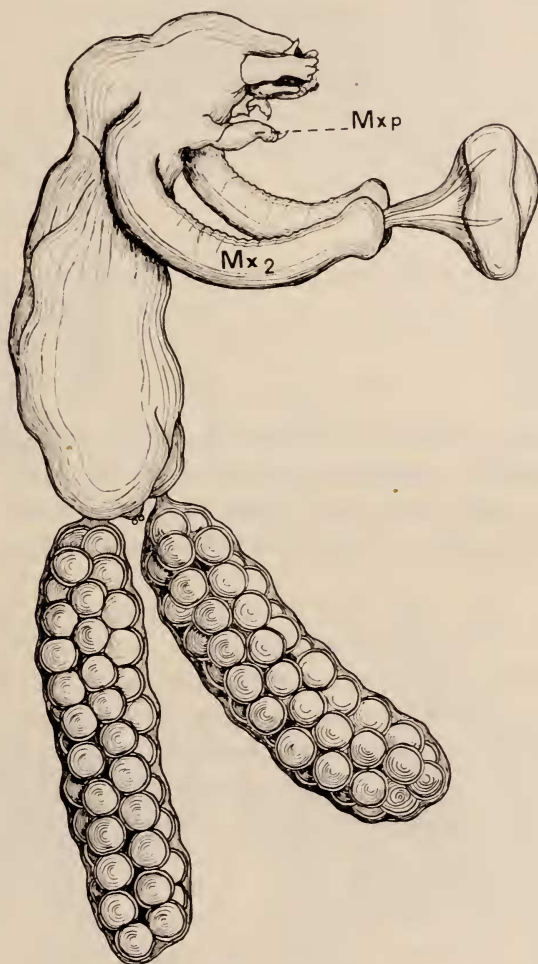


FIG. 3.

Femelle adulte. Remarquer l'inversion des Mxp et des Mx₂¹, ainsi que les deux spermatophores entre les sacs ovigères. × 12.

Cette technique permet l'imprégnation complète de l'objet; le résultat est excellent et nous a permis d'obtenir des coupes séries

¹ Pour la signification des lettres de toutes les figures, voir la légende p. 62.

sans nulle déchirure, ce qui nous a été impossible par toute autre méthode. Nos objets furent coupés à 7 ou à 14 μ .

Coloration des coupes. — Nous avons utilisé l'hémalun-éosine-orange pour l'étude topographique des organes et la méthode de HEIDENHAIN à l'hématoxyline ferrique pour l'étude cytologique; dans ce dernier cas, une coloration de fond ne nous a pas paru utile.

Tous les animaux non montés ont été conservés à l'alcool 80°.

Le type et les cotypes de *Salmincola mattheyi* sont déposés au Musée Zoologique de Lausanne.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. LA MORPHOLOGIE ET L'ANATOMIE DE LA FEMELLE ADULTE.

M o r p h o l o g i e .

Les caractères spécifiques de la femelle adulte étant indispensables à la détermination systématique des *Salmincola*, nous leur consacrerons dès maintenant une étude détaillée, tandis que nous décrirons le mâle dans le chapitre relatif au développement général de l'animal.

La femelle adulte (fig. 3 et pl. 1, fig. 3) présente, comme tous les parasites, une organisation spécialisée, avec simplification des appareils nerveux, sensoriel et musculaire. L'animal est aveugle; selon les individus, la longueur du corps varie de 3,5 à 4,5 mm. De la segmentation copépodite ne subsiste qu'une « tête » et un « tronc », la tête résultant de la fusion du céphalon et d'une partie du thorax et le tronc comprenant principalement le reste du thorax et le dernier segment abdominal. Un sillon circulaire marque la limite entre la tête et le tronc. Après fixation histologique, la tête forme un angle de 90° à 140° avec la face ventrale de ce dernier. Dorsalement, au niveau de la base des bras de fixation, se voit une gibbosité, ce qui donne à l'animal l'allure comique d'un petit bossu. Le tronc est sacciforme, celui des jeunes femelles montrant encore une vague segmentation externe (deux à trois sillons transversaux), laquelle disparaît à maturité complète.

Les appendices sont, eux aussi, manifestement dégradés. Au cours du développement de l'animal, le nombre d'articles des antennes diminue, et, si l'on considère les bras de fixation comme des

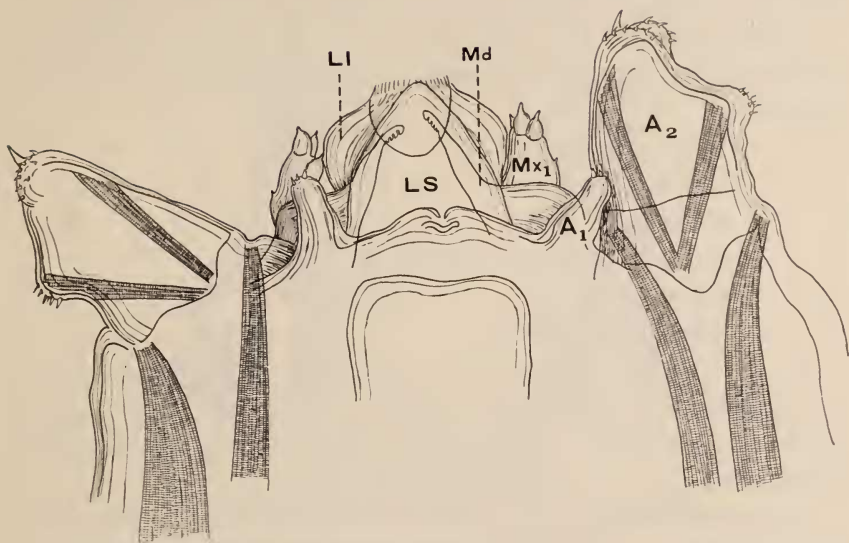


FIG. 4.

Tête de la femelle adulte; vue dorsale. $\times 128$.

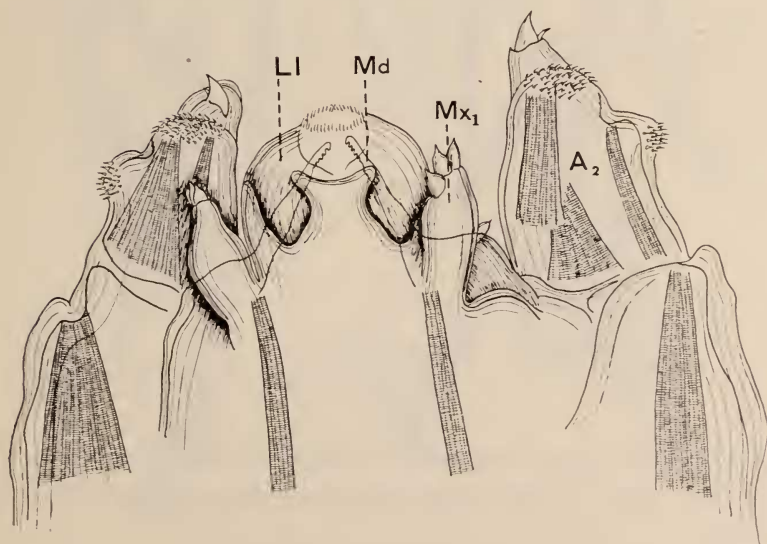


FIG. 5.

Tête de la femelle-adulte; vue ventrale. $\times 128$.

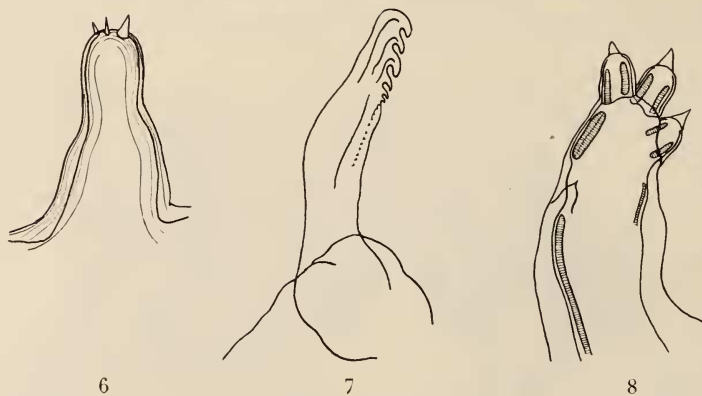
appendices spécialisés, nous pouvons dire que, seuls, les maxillipèdes ont échappé à la simplification générale de ces organes.

La tête (fig. 4 et fig. 5) est pourvue de six paires d'appendices, tous d'origine céphalique; citons-les en commençant par les plus antérieurs:

Antennules (A_1),
 Antennes (A_2),
 Mandibules (Md),
 Première paire de maxilles (Mx_1),
 Deuxième » » » (Mx_2),
 Maxillipèdes (Mxp).

En réalité, les appendices de la femelle adulte sont placés dans un ordre légèrement différent, puisque les Mxp ont passé au cours du développement en avant des Mx_2 . Décrivons chacune des paires d'appendices:

Les antennules (fig. 4, A_1 et fig. 6) sont placées sur le bord antérieur frontal de la tête; elles sont très petites (longueur 0,08 mm.,



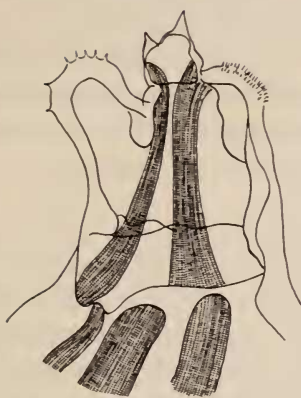
Femelle adulte.

Fig. 6: Antennule. — Fig. 7: Mandibule. — Fig. 8: Maxillule.

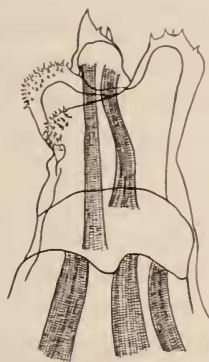
× 312.

diamètre 0,025 mm.); composées d'un seul article, leur forme est celle d'un doigt et trois petites épines couronnent leur extrémité arrondie.

Les antennes (fig. 4, 5, A_2 et fig. 9, 10) sont situées sur l'extrémité antérieure de la tête, mais plus latéralement que les précédentes;



9



10

Femelle adulte; antenne.
Fig. 9: Face supérieure. — Fig. 10: Face inférieure.
× 125.



11



12

Femelle adulte; maxillipède.
Fig. 11: Face supérieure. — Fig. 12: Face inférieure. × 125.

leur taille atteint 0,3 mm. de long sur 0,2 mm. de diamètre (fig. 9 et 10). Elles se composent de deux articles séparés par un sillon faiblement marqué. Leur extrémité distale, très obtuse, se termine par quatre courtes ramifications en forme de dés à coudre dont l'une, axiale, est armée d'un dard et d'une épine, alors que les trois autres, latérale, ventrale et dorsale, sont garnies de spinules.

La musculature bien développée de ces antennes est en rapport avec leur grande activité.

Les mandibules (fig. 4, 5, Md et fig. 7) sont insérés à la commissure des lèvres inférieure et supérieure du bulbe buccal; elles se meuvent entre ces deux lèvres; leur taille est faible (0,12 sur 0,01 mm.); leur face interne présente six dents suivies par une ligne de très fines aspérités. Ces appendices sont difficilement décelables; le meilleur procédé pour les mettre en évidence, consiste à dilacerer le bulbe buccal, dont les débris seront examinés au microscope. Avec la méthode d'éclaircissement au benzoate de méthyle, nous sommes arrivés à préparer des têtes au travers desquelles un œil exercé arrive à distinguer ces appendices par transparence.

Les maxillules (fig. 4, 5, Mx_1 et fig. 8) ou premières maxilles, placées de chaque côté de la base du bulbe buccal, ont une morphologie très simplifiée. Très petites (0,12 sur 0,04 mm.) elles échappent facilement à l'observateur. Elles ne sont pas articulées, mais divisées en trois courtes ramifications surmontées chacune d'une épine; sur le bord externe, au milieu de la maxille, on aperçoit une quatrième épine.

Les maxilles de la deuxième paire (fig. 3, Mx_2) se sont transformées en bras de fixation. Insérées latéralement à la base de la tête, elles se rejoignent ventralement sur un bouton de fixation commun. Ce sont les appendices les plus développés; leur longueur varie selon les individus; ils peuvent être plus courts que le tronc, de la même longueur ou plus longs que le tronc. Chez l'animal conservé, ils se rabattent plus ou moins sous le thorax, tandis que l'animal vivant peut leur faire prendre des positions variées. Ces maxilles sont pourvues de muscles et permettent à l'animal de se déplacer en pivotant autour du point de fixation à l'hôte.

Le bouton de fixation (fig. 1 et 3) a la forme d'un champignon; les bras sont soudés sur un fin pédoncule qui s'élargit distalement en un chapeau dont la partie supérieure est convexe chez l'animal vivant, légèrement concave chez l'animal conservé; la fixation

histologique entraîne donc une légère déformation accompagnée d'une contraction qui fait passer de 1,0-1,2 mm. à 0,8-0,9 mm. le diamètre maximum du bouton. Celui-ci est creux; on peut, en effet, observer dans le pédoncule deux cavités juxtaposées (fig. 1 et 2) et qui représentent la continuation et la terminaison des canaux brachiaux. Le bouton étant élastique et souple, il est facile de détacher du Poisson le parasite entier; trois fois sur cinq, une traction ménagée amènera ce résultat.

Les maxillipèdes (fig. 3, Mxp; fig. 11 et 12) sont situés entre les deux paires de maxilles; ce sont des appendices bien développés qui servent à la préhension. Longs de 0,6 mm., ils sont formés de trois articles bien distincts. L'extrémité distale est armée d'une griffe arquée à la base de laquelle se voient deux épines.

Ce dernier article fonctionne comme une pince en s'appuyant sur l'article médian, l'angle de flexion étant interne. La musculature qui actionne cette pince est puissante; nous trouvons un muscle extenseur externe et deux puissants fléchisseurs internes qui en se contractant provoquent la fermeture de la pince. D'autres muscles, dont les extrémités

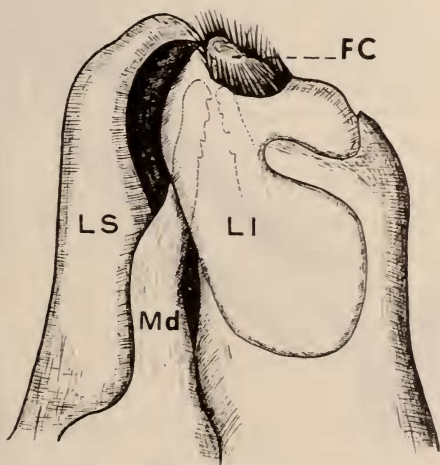


FIG. 13.

Femelle adulte; bulbe buccal. $\times 312$.

sont respectivement insérées à la base de l'article médian et dans le corps de l'animal, donnent à l'appendice sa mobilité générale.

Pour nous faire une idée exacte du bulbe buccal, nous avons dû faire des séries de coupes de la tête du *Salmincola* dans chacun des plans, transversal, frontal et sagittal, d'où la reconstruction de la figure 13. Ce bulbe se compose de deux lèvres, une supérieure et l'autre inférieure; la première est simple; par contre, la seconde est renforcée par une armature chitineuse, en forme d'Y obtus, qui n'est qu'un épaissement des téguments.

À l'extrémité distale de cette lèvre inférieure se trouve une fossette

ciliée (FC), excavation bordée d'une soixantaine de poils et ne communiquant pas avec le tractus digestif; il semble que la nature

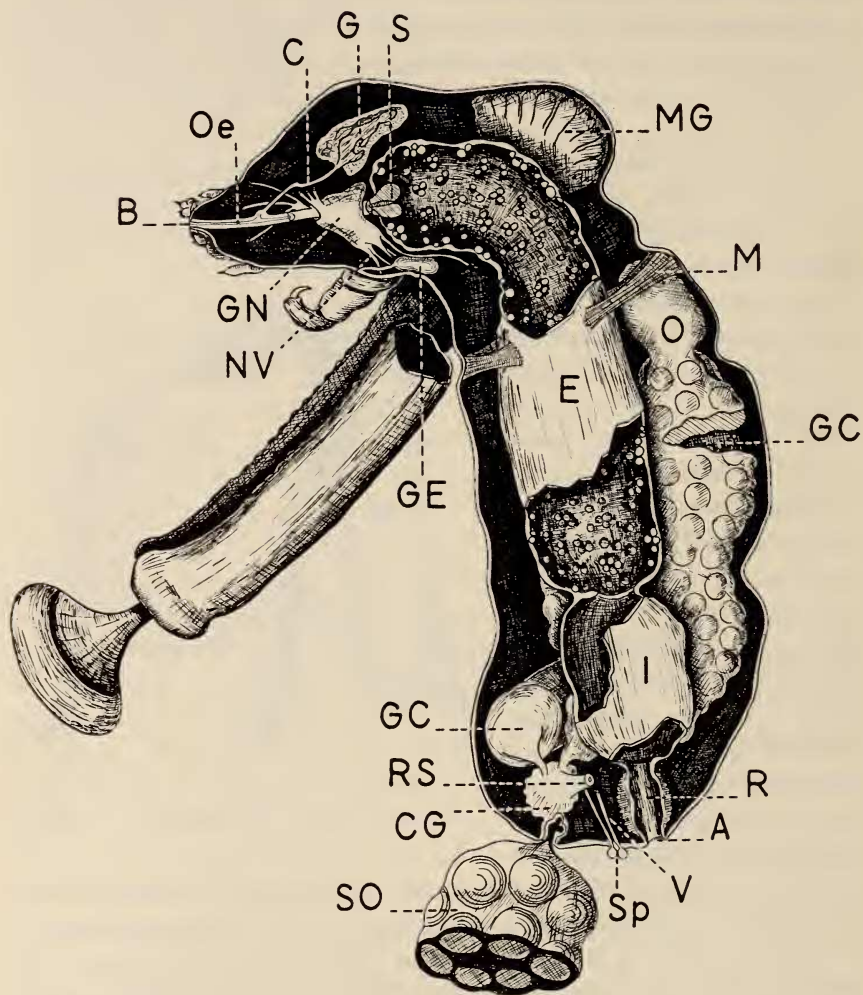


FIG. 14.

Femelle adulte; anatomie interne. $\times 20$, environ.

et la position de cet organe permettent de le désigner comme une fossette olfacto-gustative.

A n a t o m i e .

L'anatomie interne de *Salmincola mattheyi* est relativement simple (fig. 14); nous examinerons successivement: le tube digestif auquel s'annexe une paire de glandes sécrétrices, la glande excrétrice, le système nerveux péri-œsophagien et l'appareil génital extrêmement volumineux.

Tube digestif (fig. 14). — Le tube digestif, normalement constitué, s'ouvre en avant dans le bulbe buccal et se termine postérieurement par l'anus; il représente un tractus rectiligne dans lequel on peut distinguer les parties suivantes: l'œsophage, l'estomac, l'intestin et le rectum. L'œsophage (Oe) est un canal étroit; son épithélium, de structure lamelleuse, présente l'aspect d'un syncytium aux rares éléments nucléaires; extérieurement, une tunique musculaire l'entoure, dont les fibres internes sont circulaires et les externes longitudinales. L'œsophage mesure un cinquième de la longueur du corps; dans sa partie médiane et dorsalement, il reçoit un canal sécréteur provenant de la glande frontale; cette dernière, seule annexe du tube digestif doit vraisemblablement jouer un rôle dans les processus de la nutrition; la partie postérieure de l'œsophage passe au travers de la masse ganglionnaire nerveuse céphalique, la substance nerveuse adhérant étroitement à l'épithélium œsophagien.

Le cardia est marqué par un puissant sphincter qui fait saillie à l'intérieur de l'estomac (E). Ce dernier constitue à lui seul plus de la moitié du tube digestif et apparaît donc comme étant la partie la plus développée de ce tractus; son épithélium est plus ou moins régulièrement unistratifié; extérieurement, il est partiellement recouvert d'une tunique musculaire dont les fibres ne montrent pas d'orientation bien régulière; intérieurement, son épithélium présente de grosses cellules vacuolaires disséminées (fig. 21) dont la fonction glandulaire est évidente. L'estomac est maintenu dans la cavité générale par quatre muscles (M) qui relient la portion moyenne de cet organe à la paroi du corps. Deux de ces muscles sont latéro-dorsaux et les deux autres latéro-ventraux. Chez l'animal vivant, leurs contractions font mouvoir latéralement le tube digestif dans le plan frontal. On peut observer chez un *Salmincola* fraîchement détaché de son hôte, une véritable pulsation du tube

digestif à la fréquence de 30 périodes complètes à la minute; ce mouvement du tractus digestif entraîne la circulation du liquide renfermé dans la cavité générale.

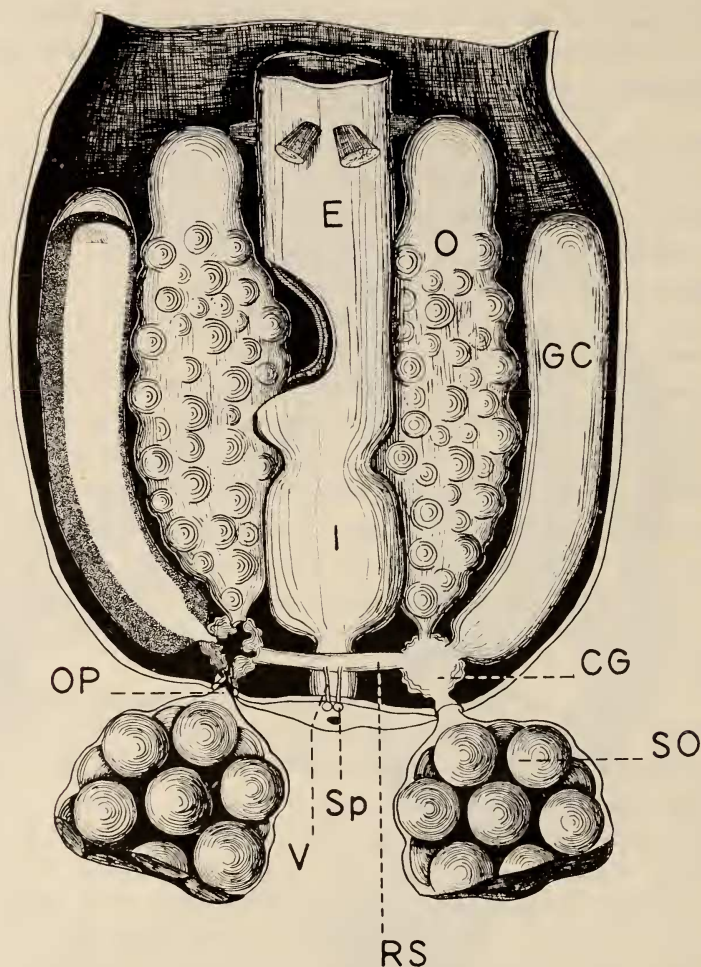


FIG. 15.

Femelle adulte; appareil génital. $\times 25$, environ.

La nature du bol alimentaire contenu dans l'estomac se révèle à l'examen des coupes microscopiques; il consiste en une substance homogène au milieu de laquelle apparaissent des débris d'éléments

cellulaires; le parasite rongant la peau de son hôte, lui cause des blessures qui se recouvrent par la suite d'un abondant mucus. Nous pouvons donc conclure que le parasite se nourrit de débris cutanés et des mucosités provoquées par l'irritation qu'il produit.

L'intestin proprement dit (I) est séparé de l'estomac par un étranglement. Il est court; sa longueur est semblable à celle de l'œsophage. Histologiquement, il se distingue de l'estomac par son épithélium assez régulièrement unistratifié et dont la surface interne est dépourvue de cellules vacuolaires; la tunique musculaire externe manque.

Une importante masse glandulaire (MG), laquelle occupera tout l'intérieur de la gibbosité dorsale, manque chez la femelle au début du stade VII. Il nous est donc difficile de définir la fonction de cet organe. A la hauteur des Mxp sont placées deux glandes maxilipédiques à fonction excrétrice dont les canaux efférents débouchent à l'extérieur, en avant de la base des Mxp.

Système nerveux (fig. 14). — Le système nerveux est formé d'un collier périœsophagien, atteignant postérieurement l'estomac, et d'où partent des nerfs. Ce collier a en réalité l'aspect d'un gros ganglion que l'œsophage traverse; nous avons constaté que le rapport du volume de la masse nerveuse au volume du corps est environ de 1/150 chez la femelle adulte et 1/15 chez la larve nageuse; nous pouvons en conclure que le parasitisme a inhibé le développement du système nerveux; en effet, la femelle adulte a perdu certaines fonctions bien développées chez les larves nageuses: la vision, la mobilité, la faculté de se fixer, toutes fonctions dont l'accomplissement doit nécessiter l'existence d'importants centres réflexes.

Du ganglion nerveux (GN) se détachent les principaux nerfs suivants: antérieurement, trois paires de nerfs vont innerver les A₁, A₂, Mx₁ et le tube buccal; ventralement, deux paires de nerfs se dirigent vers les appendices principaux, c'est-à-dire les Mx₂ et les Mxp.; en arrière, un nerf impair part vers la partie postérieure du corps en longeant la face ventrale de l'estomac.

Appareil génital. — L'appareil génital (fig. 15) apparaît comme le système le plus développé; localisé dans le tronc, il occupe toute la place que lui laisse l'intestin. En arrière, nous pouvons distinguer de chaque côté un carrefour génital (CG) dans lequel débouche un ovaire (O) et une glande cémentaire (GC) et d'où part un conduit se

rendant à l'orifice de ponte. Les deux carrefours génitaux sont réunis par un réceptacle séminal impair (RS), relié lui-même à deux orifices copulateurs externes par deux canaux séminaux ou vagins (V).

Les ovaires occupent la partie dorsale du tronc; mais ils se développent considérablement à maturité, remplissant alors toute la cavité générale qui prend l'aspect d'un sac bourré d'œufs. Les



FIG. 16.

Femelle adulte; dispositif d'accrochement du sac ovigère à l'orifice de ponte.
Les parties fortement chitinisées sont en noir. $\times 140$.

figures 14 et 15 ne traduisent que dans une mesure insuffisante l'importance de ces organes. On peut diviser un ovaire en trois zones: la plus antérieure est formée d'ovogonies; cette zone peut manquer et nous supposons que cette absence se produit chez les femelles les plus âgées; une deuxième zone comprend les cordons ovariens; postérieurement, une troisième zone, la plus développée,

est formée d'ovules en formation qui, comme nous l'avons vu, finissent par envahir tout l'espace disponible.

Les glandes cémentaires, comme le montre la figure 14, ont une position oblique par rapport à l'axe de l'animal; elles sont cylindriques et se composent d'une zone pluristratifiée qui embrasse sur sa face externe une zone remplie de ciment (fig. 15 et 21);



FIG. 17.

Larve copépodite femelle au stade VI; coupe de l'ovaire. $\times 500$.

le ciment est donc produit par la glande et séjourne dans la lumière de l'organe jusqu'à la ponte des œufs; il s'écoulera alors dans le carrefour génital, pourvoira les œufs d'une fine membrane et formera la paroi du sac ovigère.

Les sacs ovigères, entièrement clos, sont terminés à leur partie antérieure par un court pédoncule (fig. 16) qui pénètre dans le canal réunissant l'orifice de ponte au carrefour génital. L'extrémité

de ce pédoncule, élargie et chitinisée, vient s'emboîter dans un repli de la paroi du canal, lui-même fortement chitinisé, comme le ferait un bouton-pression. Un dispositif analogue a été décrit par M. GOULLIART chez un Caligide, *Lepteophteirus pectoralis* Nordm.; cet animal possède un dispositif très perfectionné pour la fixation de ses sacs ovigères; tandis que chez *Salmincola mattheyi*,



FIG. 18.

Jeune femelle au stade VII; coupe des cordons ovariens. $\times 500$.

un anneau retient le prolongement pédonculaire du sac ovigère, chez *L. pectoralis*, le pédoncule est retenu par une pièce chitineuse non circulaire, laquelle, par le relâchement de certains muscles, effectue une légère rotation qui provoque la libération du sac ovigère.

On peut observer, collées aux orifices copulateurs, les deux coques vides des spermatophores que le mâle a déposés au moment de la fécondation; ces coques, d'une couleur brun-jaunâtre, sont bien visibles.

2. LES STADES EMBRYONNAIRES ET LARVAIRES.

La formation des œufs.

Chez la larve copépodite nageuse, les ovaires ne sont encore que de petits amas cellulaires situés dorsalement de part et d'autre de



FIG. 19.

Jeune femelle au stade VII; début du grand accroissement dans les cordons ovariens. $\times 500$.

l'intestin. Au quatrième stade larvaire, ces cellules se multiplient déjà et finissent par occuper au stade VI l'espace latéro-postérieur du corps (fig. 17); plus tard, alors que la jeune femelle a acquis sa forme d'adulte, les cellules goniales cessent de se multiplier dans toutes les directions et commencent à former des cordons de quatre, de cinq, puis de plusieurs cellules que nous nommerons « cordons ovariens » (fig. 18); les ovogonies qui constituent ces cordons perdent leur forme sphérique; leur surface de contact augmente et

leur taille s'accroît; une fois que ces formations cellulaires ont atteint un certain développement, l'une d'elles, qui nous a semblé être terminale, se met à grossir (fig. 19); finalement son protoplasme se charge de réserves nutritives, sous forme de globules vitellins et de vacuoles (fig. 20); durant tout son séjour dans la cavité du corps, l'ovule reste entouré par le cordon ovarien dont il forme l'extrémité

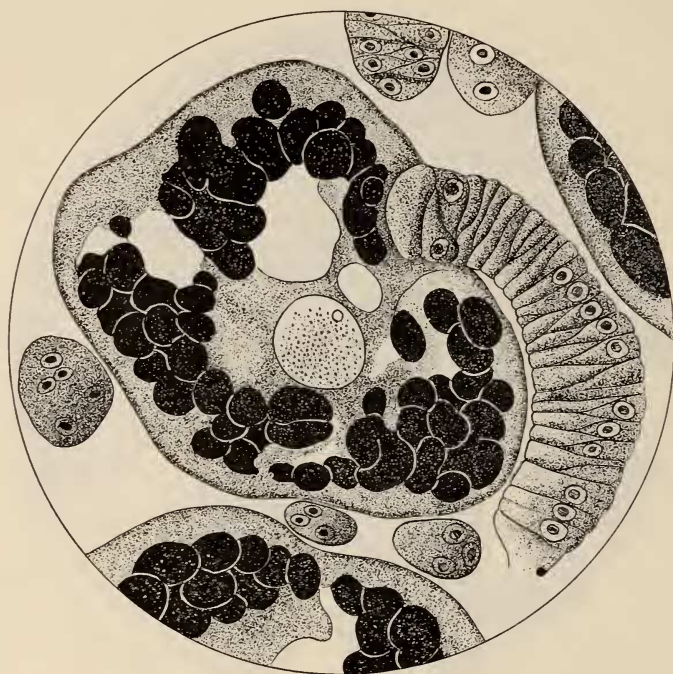


FIG. 20.

Jeune femelle au stade VII; suite du grand accroissement. $\times 500$.

(fig. 21); ce n'est qu'après la fécondation, alors que la segmentation débute dans les sacs ovigères, qu'il le résorbera (fig. 22). Nous ne pouvons que constater ce contact qui rend probable le rôle nourricier du premier vis-à-vis du second.

Nous devons à WILSON (1915) une bonne description de l'embryologie des *Salmincola*; je me contenterai donc de rappeler brièvement les faits principaux: les ovules, ayant atteint leur maturité dans les ovaires, passent dans leur oviducte respectif où ils sont fécondés par des spermatozoïdes contenus dans le réceptacle

séminal impair (fig. 23). Dans chacun des deux oviductes, les œufs reçoivent ensuite une coquille fine, enveloppe hyaline entourant la membrane propre de l'œuf et sécrétée par les deux glandes cémentaires. Les œufs sortent alors du corps de la femelle en entraînant avec eux une mince membrane qui les maintient serrés les uns contre les autres; ils se trouvent finalement contenus dans deux



FIG. 21.

Femelle adulte; coupe de la partie postérieure du corps. $\times 85$.

sacs appendus aux orifices extérieurs des oviductes: les sacs ovigères. Les œufs, disposés en six rangées (fig. 3) de 12 à 30 unités chacune, vont y poursuivre leur développement. La segmentation, selon le type superficiel et discoïdal a été observée par WILSON, qui admet que le blastoderme se constitue aux dépens d'une seule cellule, que sa croissance est alimentée par des éléments internes, comme chez

les autres Arthropodes, et que les embryons se forment avec une orientation telle que leur face ventrale est tournée vers la périphérie, l'œil nauplien de chaque larve regardant alors vers l'axe du sac ovigère. Cette brève description correspond complètement à ce que j'ai vu chez *Salmincola mattheyi*.

L'édification des embryons aux dépens des ébauches cellulaires se manifeste extérieurement par la teinte grise des œufs contenus dans les sacs ovigères. J'appelle « mûrs »

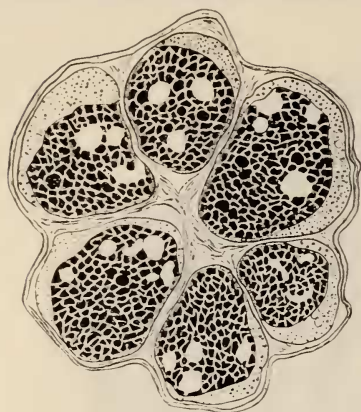


FIG. 22.

Femelle adulte; coupe d'un sac ovigère. $\times 85$.

de tels sacs, par opposition à ceux qui, contenant des œufs plus jeunes, sont de couleur blanche. En observant à la loupe un sac mûr, on s'aperçoit que la teinte grise est due aux deux paires de taches, trainées pigmentaires que porte l'embryon (fig. 24). Pour étudier celui-ci, il faut le mettre à nu; pour cela nous commençons par rompre la membrane du sac ovi-

gère, ce qui entraîne la mise en liberté des œufs, bientôt gonflés par endosmose. Il est dès lors facile de déchirer et d'enlever les deux membranes ovulaires distendues. L'embryon qui apparaît ressemble à un *Nauplius* (fig. 24); il porte deux paires d'appendices frontaux: les appendices A_1 placés dorsalement par rapport aux A_2 et qui sont terminés par une touffe de poils. Le futur bouton de fixation est



FIG. 23.

Femelle adulte; réceptacle séminal bourré de spermatozoïdes.
Microphoto $\times 1200$.

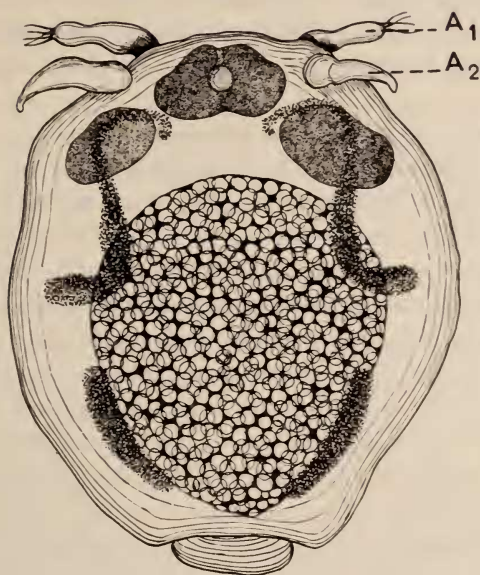


FIG. 24.

Embryon au stade *nauplius*. $\times 200$.

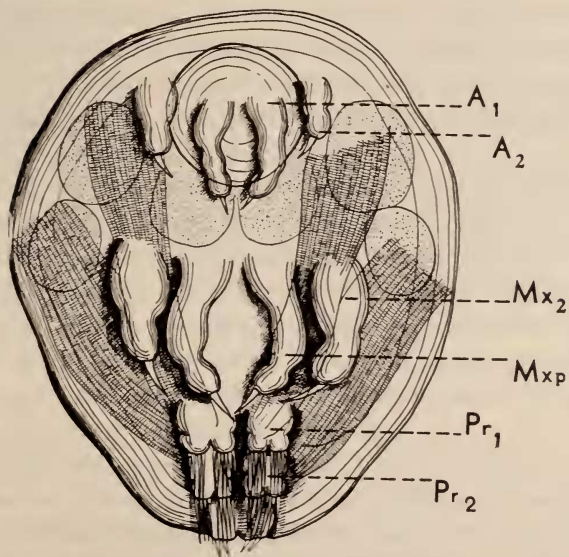


FIG. 25.

Embryon au stade *métanauplius*. $\times 200$.

très petit; il est en train de se former au sein de la glande frontale; de chaque côté de cette glande se trouve une masse également glandulaire. Tout le centre du *Nauplius* est encore occupé par du vitellus.

Si l'on ouvre un œuf quelques jours plus tard, on s'aperçoit que non seulement l'embryon s'est développé, mais qu'il s'est métamorphosé en stade *Métanauplius* (fig. 25); en effet, les A_1 sont placées entre les A_2 , et elles ont perdu leur touffe de poils; les Mx_2 , les Mxp , les pattes natatoires, ainsi que le postabdomen ont apparu; les ébauches des pattes natatoires et le dernier segment abdominal portent déjà des soies, peu distinctes et difficiles à compter; la musculature que nous retrouverons chez la larve copépodite nageuse est déjà développée, les faisceaux musculaires sont encore larges et courts; nous trouvons les mêmes masses glandulaires que chez le *Nauplius*; le bouton de fixation n'a pas encore atteint sa taille définitive et le filament n'est pas encore formé, contrairement à ce que WILSON a observé chez des espèces voisines. La structure interne du *Métanauplius*, à part les organes cités, ne montre pas encore de différenciation très nette.

L'éclosion.

Après avoir passé par les deux stades métamorphotiques de *Nauplius* et de *Métanauplius*, l'embryon devient une larve copépodite nageuse prête à éclore. Les sacs ovigères et les œufs deviennent alors turgescents; sous l'effet de la pression osmotique, les œufs se gonflent et leur augmentation de volume provoque la rupture de l'enveloppe du sac ovigère et leur mise en liberté. Au cours d'une éclosion normale, le sac ovigère se déchire sur toute sa longueur et tous les œufs sont ainsi libérés; souvent le mécanisme ne joue pas dans toute sa perfection; le sac ne se déchire qu'en un seul endroit et des œufs restent emprisonnés dans la partie intacte; ce sont alors autant de larves qui ne vivront pas. Par la rupture du sac, les œufs libérés tombent au fond de l'eau; on peut alors observer, sous la loupe binoculaire, l'éclosion proprement dite: on voit à l'intérieur de l'œuf une larve ployée sur elle-même, ses pattes natatoires repliées ventralement. Cette larve est entourée par une large zone de liquide entré par osmose à travers la membrane propre de l'œuf; après quelque temps on la voit agiter sa deuxième paire d'antennes; la membrane ovigère ne tarde pas à se rompre,

en éclatant avec la même rapidité qu'un ballon de baudruche; en un clin d'œil la larve en est débarrassée. Deux facteurs concourent à la rupture de l'œuf; le premier est représenté par l'osmose qui provoque la rupture du sac ovigère et la turgescence des œufs; le second, c'est l'action mécanique de la larve, qui au moyen de ses antennes perfore la membrane tendue qui l'enferme; ce dernier point peut être vérifié par la constatation suivante: tant que la larve est immobile, la membrane ovigère ne se déchire pas; mais il suffit de l'effleurer, même de l'extérieur, avec une pointe aiguisée, pour que la membrane se rompe. La larve sortie de l'œuf se détend, ses appendices ne tardent pas à se mettre en mouvement; elle agit de temps en temps ses pattes natatoires, comme pour les éprouver, puis elle se met à nager.

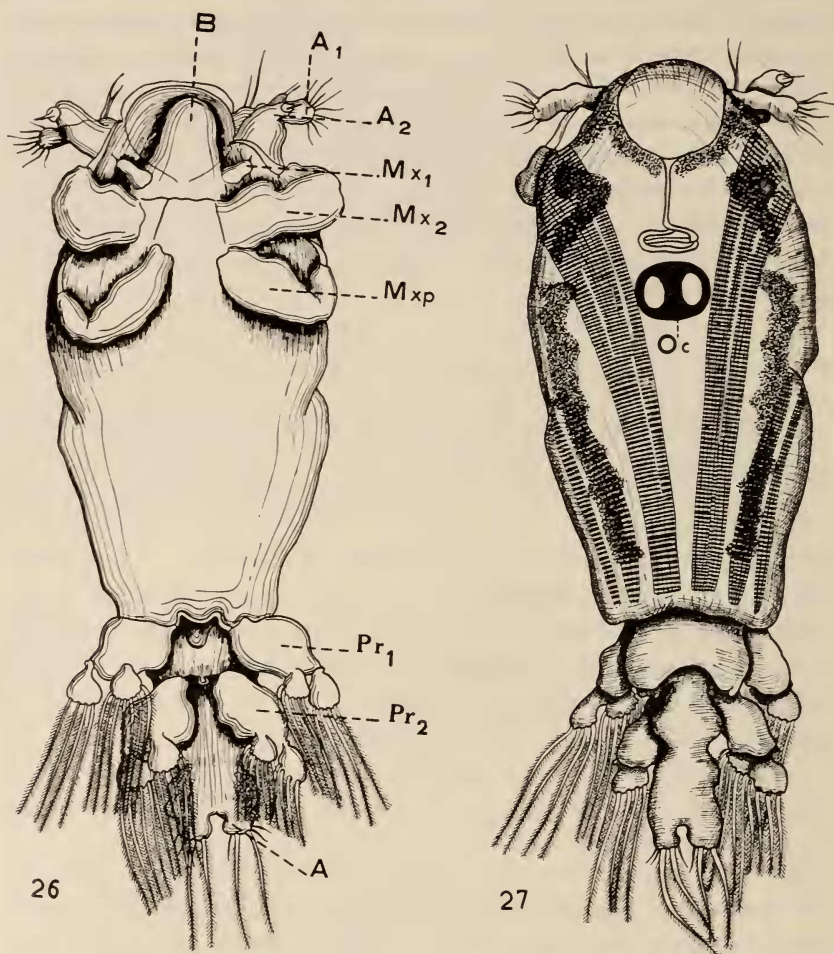
Premier stade copépodite ou larve nageuse.

L'allure générale de cette larve (fig. 26 et 27) correspond le plus au stade *Cyclops*; ses dimensions sont de 0,23 sur 0,72 mm. Le corps est allongé et applati dorso-ventralement; il est arqué ventralement et montre trois régions distinctement délimitées: la première, céphalo-thoracique, comprend le céphalon et le premier segment thoracique, séparés par un sillon; la deuxième est formée par le seul deuxième segment thoracique; quant à la troisième, caractérisée par deux étranglements, elle correspond au reste du thorax et à l'abdomen. En commençant par les plus antérieurs, le céphalon porte les appendices suivants:

Les antennules (A_1) sont placées tout à fait antérieurement et sur le front de la larve, de chaque côté du bouton de fixation, de sorte qu'elles sont visibles quel que soit l'angle sous lequel on observe la larve. Elles sont formées de trois articles séparés les uns des autres par un simple étranglement. L'article basal porte deux soies sur sa face interne; l'article distal est garni d'une dizaine de soies. Ces antennules sont très actives chez l'animal vivant.

Les antennes (A_2) sont placées un peu en arrière des A_1 , de chaque côté du bulbe buccal; elles sont formées d'un seul article et se terminent par une épine. Ce sont ces antennes qui provoquent vraisemblablement la déchirure de la membrane ovigère lors de l'éclosion.

Les mandibules (Md) manquent à ce stade; elles apparaîtront au stade suivant, simultanément à la différenciation complète du bulbe buccal.



Larve copépodite nageuse.

Fig. 26: Face ventrale. — Fig. 27: Face dorsale. $\times 130$, environ.

Les maxillules (Mx_1) se voient à la base du bulbe buccal; elles sont minuscules, uniarticulées et se terminent par une petite épine.

Les maxilles (Mx_2) par contre sont bien développées; une articulation les rend préhensiles et elles sont armées d'une forte griffe dont l'extrémité est recourbée en crochet.

Les maxillipèdes (Mxp) ont une allure analogue, possèdent aussi une articulation et se terminent par une griffe simplement arquée.

Les Mx_2 et les Mxp servent à la préhension; c'est à l'aide de ces deux paires d'appendices que la larve se fixera provisoirement sur son hôte.

A la partie antérieure du céphalon et ventralement, s'ouvre la bouche; elle est limitée par des ébauches de lèvres, mais sa forme en dé à coudre est déjà suffisamment accusée pour qu'on lui donne le nom de bulbe buccal.

Sur le dos de la larve, à la limite postérieure du céphalon, se voit l'œil nauplien. Il ressemble à une petite émeraude aux reflets verts des plus lumineux. Malheureusement, cette belle couleur se ternit très vite après la mort ou la fixation de la larve et il devient invisible à l'observateur.

Le premier segment thoracique n'est séparé de la tête que par un léger étranglement; il porte postérieurement la première paire de pattes nageuses ou péréopodes (Pr_1).

Le deuxième segment thoracique s'articule avec le premier segment soudé au céphalon; sa largeur est moitié moindre que celle du premier; à sa base, il porte la deuxième paire de péréopodes (Pr_2). Les deux paires de péréopodes sont très semblables; chacune de ces pattes natatoires se compose d'un article basal sur lequel s'articulent un endopodite et un exopodite en forme de rames uniarticulées. L'exopodite porte quatre soies terminales et l'endopodite sept. Ces soies sont couvertes de fins poils et leur longueur atteint le sixième de la longueur totale de la larve. Ces deux paires de péréopodes servent à la propulsion; ils battent l'eau énergiquement d'avant en arrière, puis se replient sous le ventre, à une cadence de 10 battements à la seconde environ.

Les trois derniers segments de la larve sont étroits, leur largeur étant la demie de celle du deuxième segment thoracique; aucun ne porte d'appendices; le dernier résulte de la fusion du segment génital et du postabdomen; son extrémité est bifide et chacun des deux prolongements porte deux grands cerques pubescents et trois petites soies; entre ces prolongements se trouve l'anus.

Anatomie. — Le premier stade larvaire montre une organisation intrinsèque très parfaite (fig. 28). Un tube digestif va d'une extrémité à l'autre de la larve et se compose de trois parties: œsophage, estomac et intestin; l'œsophage débouche antérieurement dans le bulbe buccal;

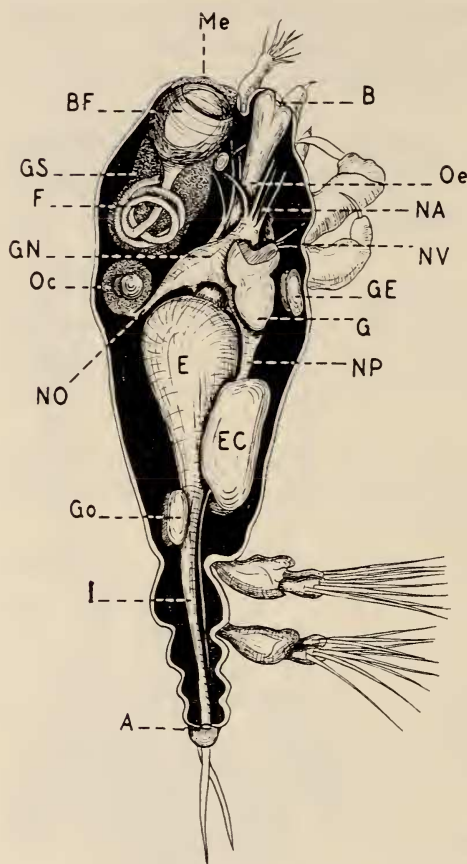


FIG. 28.

Larve copépodite nageuse; anatomie interne.
× 130.

postérieurement, un sphincter marque son entrée dans l'estomac. Ce dernier est rempli de globules vitellins; la larve, ne se nourrissant pas, vit aux dépens de cette réserve alimentaire durant toute la période nageuse. L'intestin se prolonge postérieurement jusqu'au dernier segment où s'ouvre l'anus. L'examen du bulbe buccal, dont les lèvres ne sont qu'ébauchées, et le fait que l'estomac est bourré de vitellus, démontrent bien que la larve ne se nourrit pas avant d'avoir trouvé un hôte et s'être métamorphosée.

Un ganglion nerveux péri-œsophagien se distingue en avant de l'estomac; la dimension de cette masse nerveuse est

considérable lorsqu'on la rapporte au volume de la larve. Ce ganglion donne naissance, postérieurement, à un grand nerf impair, parcourant le corps de la larve jusqu'aux derniers segments et, antérieurement, à quatre paires de nerfs répartis de chaque côté de l'œsophage, trois d'entre elles allant innervier les appendices céphaliques et la dernière l'appareil de fixation frontal; ventra-

lement, deux paires de nerfs se rendent respectivement aux Mx_2 et au Mxp , tandis qu'un volumineux tractus issu de la face dorsale du ganglion représente le nerf optique, lequel aboutit à l'œil nauplien. Celui-ci résulte de la juxtaposition des deux amas ellipsoïdaux de cellules photosensibles noyées dans le pigment (fig. 29).

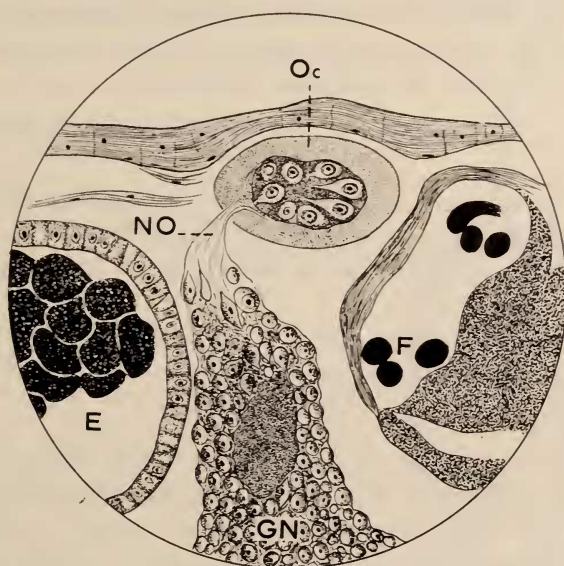


FIG. 29.

Larve copépodite nageuse; coupe transversale au niveau de l'œil. $\times 450$.

Comme chez tous les Lernéopodidés, il existe un appareil de fixation, logé sous le front de la larve au moment de l'éclosion de celle-ci. Il se compose d'un bouton situé à l'extrémité d'un pédoncule enroulé; ce dispositif est contenu tout entier dans une masse glandulaire et occupe la partie antéro-dorsale du céphalon; le bouton est une petite sphère creuse, légèrement aplatie antérieurement; le pédoncule est un cordon plein; une de ses extrémités se soude au bouton, l'autre à la partie frontale de l'animal. Bouton et pédoncule semblent être de nature anhiste, résultant vraisemblablement de l'activité du tissu glandulaire qui les entoure. Alors que l'épiderme de la larve possède une épaisseur assez forte, le revêtement de son front n'est constitué que par une très fine et

délicate membrane, dont la rupture permettra la sortie du filament fixateur.

Dans la partie postérieure du corps, l'appareil génital est déjà ébauché: latéro-dorsalement, on voit deux amas cellulaires symétriques, les gonades; ces dernières étant histologiquement identiques chez toutes les larves, il n'est pas possible de discerner si c'est à des mâles ou à des femelles que l'on a affaire. Latéro-ventralement, sont placées les ébauches de l'appareil génital. Le système glandulaire est déjà bien développé et comprend:

- 1^o à la hauteur des Mxp, une paire de glandes à fonction excrétrice;
- 2^o de chaque côté du ganglion périœsophagien, les ébauches primitives paires d'une future glande frontale;
- 3^o au-dessus de l'œsophage, la masse unique d'une autre glande frontale;
- 4^o enfin, au-dessus de l'appareil de fixation, on observe un petit amas de cellules sécrétrices dont les fonctions futures sont difficiles à définir.

L'appareil musculaire se compose de trois paires de muscles (fig. 27) ou faisceaux musculaires longitudinaux dont la plus interne, dorsale par rapport aux autres, relie le céphalon au deuxième segment thoracique. Les deux autres paires de muscles, contenues principalement dans le premier segment thoracique, s'insèrent respectivement sur les bords antérieurs des premier et deuxième segments thoraciques; ils représentent les antagonistes des précédents; ils déterminent la flexion ventrale des appendices natatoires et de la partie postérieure du corps, c'est-à-dire le retour à l'état de repos, alors que les deux grands muscles dorsaux provoquent l'extension de ces parties et effectuent ainsi un travail de propulsion.

* * *

Lorsqu'une larve nageuse atteint l'hôte qu'elle va parasiter, elle se fixe provisoirement sur la peau de celui-ci au moyen de ses appendices maxillaires et maxillipédiques. Il ne nous a pas été possible d'observer la fixation définitive de la larve sur son hôte, car la présence de la lumière nécessaire à l'observation éloigne la larve du Poisson en l'attirant vers les parties les plus éclairées. Il est

en effet très intéressant de noter que chez notre *Salmincola*, contrairement à ce qui a été relevé chez des espèces voisines, il existe un phototactisme positif si énergique que les larves placées en milieu éclairé obéissent toujours uniquement aux excitations lumineuses; nous devons dès lors à notre grand regret nous référer aux descriptions de C. B. WILSON et de N. FASTEN, ce dernier auteur ayant pu suivre ce processus chez la larve de *Salmincola edwardsii* Olsson. Les données de ces savants et l'observation de stades prélevés vingt-quatre heures après la mise en contact des larves nageuses avec le Poisson, nous permettent de reconstituer avec certitude la marche du phénomène: la larve au moyen de ses Mx_2 et Mxp s'agrippe en n'importe quel endroit du corps du Poisson, à l'exception pourtant des parties buccales ou branchiales; elle creuse une petite cavité dans la peau de son hôte (FASTEN), la membrane du front de la larve se déchire, l'appareil de fixation est projeté hors de sa loge, le filament se déroule et le bouton est introduit dans l'incision pratiquée dans la peau du Poisson. Le fait que l'extrémité proximale du filament s'insère sur le front de la larve, nous amènera à parler d'une fixation frontale du parasite (fig. 30).

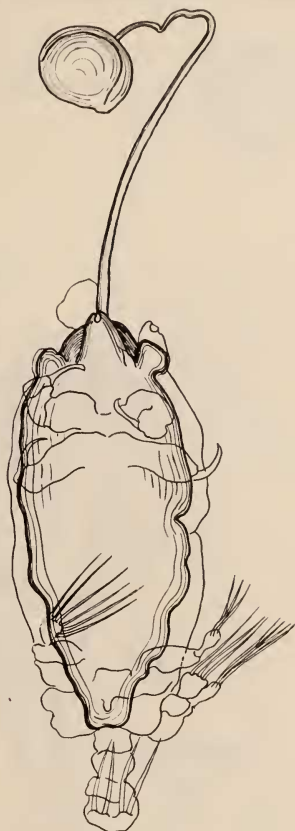


FIG. 30.

Larve en mue; passage du stade I au stade II; la fixation est encore frontale.

× 95.

Deuxième stade.

Vingt-quatre heures environ après la fixation définitive, la larve copépodite se métamorphose. Cette mue transforme complètement l'anatomie externe de l'animal: les pattes natatoires tombent, la segmentation postérieure disparaît pour être remplacée par une vague annelure externe.

La base du pédoncule d'attache est déplacée et de frontale devient ventrale (fig. 31). Voici comment cette transformation se produit chez *Salmincola mattheyi* : au moment où la larve sort de son exuvie,



FIG. 31.

Passage du stade I au stade II; fin de la mue; les Mx_2 s'emparent de la base du filament. $\times 95$.

les Mx_2 viennent pincer la base frontale du pédoncule (fig. 32), la détachent, puis viennent se remettre dans leur position normale tout en gardant le bout du filament collé entre leurs extrémités.

L'épiderme d'un Arthropode étant mou durant les quelques instants qui suivent la mue, nous pouvons expliquer par cette plasticité momentanée la faculté qu'ont eu les Mx_2 de se recourber jusque derrière le bulbe buccal et de se coller si parfaitement au filament.

Il est intéressant de constater que de petites griffes subsistent à l'extrémité des Mx_2 , griffes qui réapparaîtront aux mues suivantes et qui se détacheront des exuvies pour rester collées entre le pédoncule et les maxilles.

Voici les caractéristiques de ce deuxième stade copépodite (fig. 31 et 32): des antennules qui étaient bien développées au premier stade, il ne reste qu'un petit moignon; les antennes, par contre, n'ont pas changé, non plus que les maxillules; les mandibules

font leur apparition et le bulbe buccal s'est formé. On distingue, comme chez l'adulte, une lèvre inférieure et une supérieure; la larve est dès lors capable de s'alimenter. Les Mx_2 sont dégradées, elles adhèrent à la partie proximale du pédoncule et sont pourvues de petites griffes; les maxillipèdes sont aussi dégradés, mais ils permettent encore à la larve de saisir son hôte, quoique les griffes

aient une taille bien diminuée. Le corps est devenu sacciforme; l'extrémité postérieure indivise qui correspond aux quatre derniers segments du premier stade, est encore nettement plus étroite que le céphalothorax.

L'anatomie interne s'est peu modifiée; la gonade n'a pas évolué. On ne peut donc pas encore distinguer les mâles des femelles. L'œil nauplien est encore présent; il n'a pas perdu ses vifs reflets et tout porte à croire qu'il est encore capable de vision; au stade suivant, il commencera à dégénérer, pour disparaître totalement au quatrième stade copépodite. L'intestin est fonctionnel; les réserves vitellines qu'il contenait ont été résorbées. L'espace fronto-dorsal qui renfermait l'appareil de fixation, est occupé maintenant par des masses glandulaires.

Troisième stade.

Après un jour et demi à deux jours, le deuxième stade copépodite se métamorphose en un troisième stade copépodite qui ne se distingue du précédent que par de petites modifications: les extrémités des A_2 sont bifurquées en deux courtes protubérances portant chacune une épine. A la suite de cette nouvelle mue, les exuvies des griffes maxillaires restent collées par le produit de sécrétion assurant l'adhérence du filament aux maxilles, entre l'extrémité proximale de ce filament et l'extrémité distale des griffes (voir schéma fig. 53). Ce troisième stade copépodite est encore caractérisé par l'élargissement de la partie postérieure du corps, amenant la disparition du rétrécissement observé jusqu'alors en arrière du céphalo-thorax; l'œil nauplien est en dégénérescence, le pigment disparaît et les

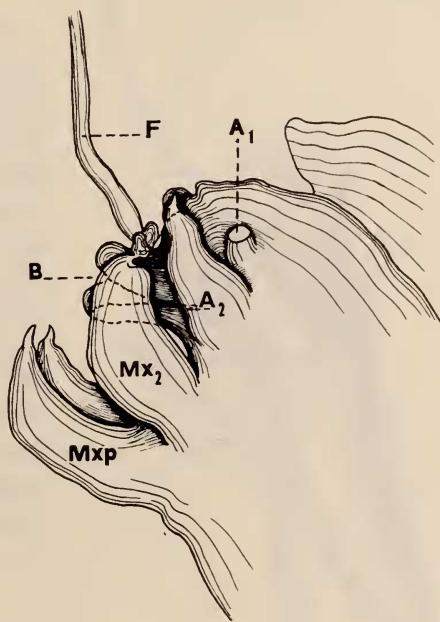


FIG. 32.

Détail de la figure précédente. $\times 240$.

cellules qui formaient les deux noyaux visuels se dissocient. La gonade commence à se développer, comme on peut en juger d'après la multiplication des cellules goniales, plus active chez certaines larves que chez d'autres.

Quatrième stade.

Une troisième mue fait passer la larve au stade IV (fig. 33). Ce stade se distingue du précédent par la présence de deux paires de fragments d'exuvies collés à l'extrémité des Mx_2 (fig. 34). Extérieurement, toutes les larves sont semblables, mais l'anatomie interne nous apprend que l'on peut, à ce stade, distinguer les mâles des femelles; en effet, chez certaines larves, les cellules goniales se sont multipliées et ont envahi toute la partie postérieure du corps, l'aspect sur coupe étant

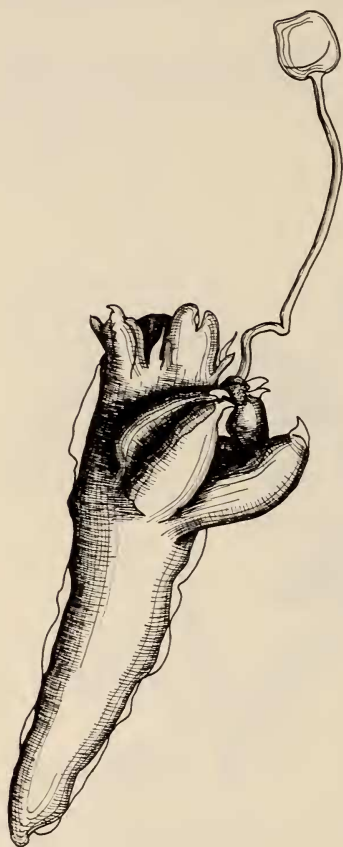


FIG. 33.
Larve au stade IV. $\times 95$.

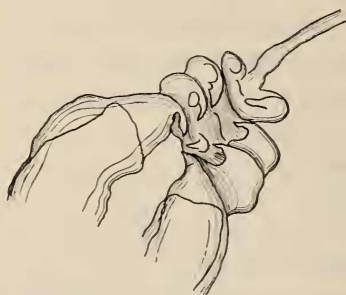


FIG. 34.
Larve au stade IV; emboîtement
des exuvies à la base du pédoncule.
 $\times 200$.

très semblable à celui qui se présentera au stade VI; ce sont les femelles. Le sexe mâle est caractérisé par des glandes sexuelles nettement délimitées et dont les éléments cellulaires n'envahissent

pas la partie postérieure du corps; d'autre part, la différenciation des cellules sexuelles a commencé, ce qui donne à l'organe l'aspect

typique d'un testicule en spermatogénèse, les processus se déroulant dans le sens cranio-caudal. Les grands blastèmes cellulaires postérieurs au sein desquels se développeront les deux canaux déférents et les spermatophores, sont bien indiqués. L'œil nauplien a complètement disparu chez les deux sexes.

Cinquième stade.

Les larves mâles et femelles passent ensuite par un stade V, qui se distingue extérieurement du précédent par la présence d'une troisième paire de mues maxillaires à l'extrémité des Mx_2 (fig. 35) et par l'apparition d'une dent, à la base des griffes maxillipédiques, ébauche de la partie fixe des puissantes pinces qui apparaîtront au stade suivant. Notons qu'à ce stade, les larves atteignent 0,8 à 0,9 mm. de longueur; au cours des quatre mues précédentes elles n'ont donc crû que de 1 à 2/10 de millimètre.

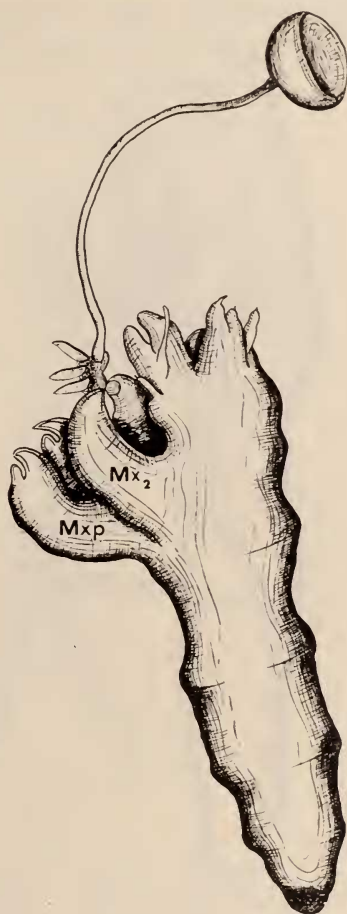


FIG. 35.
Larve au stade V. $\times 95$.

3. LA MORPHOLOGIE DE LA FEMELLE AU MOMENT DE L'ACCOUPLEMENT. LE MALE ADULTE.

L'ACCOUPLEMENT.

La cinquième mue entraîne la différenciation totale des mâles et des femelles; ce sixième stade est définitif pour le mâle et c'est à ce degré de développement que l'accouplement a lieu. La femelle n'atteint sa forme adulte qu'après une sixième métamorphose. Au stade VI, la taille des individus est de 1,1 mm.; dans nos élevages, le stade VI est apparu entre le sixième et le dixième jour, la vitesse du développement dépendant de la température entre les limites

de $+4^{\circ}$ et $+15^{\circ}$. La fixation maxillaire au moyen du pédoncule persiste chez la femelle (fig. 36) et nous pouvons observer, dans la

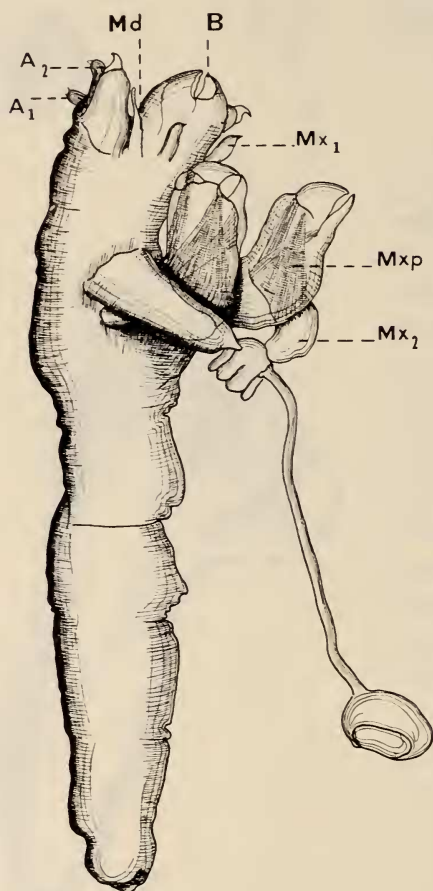


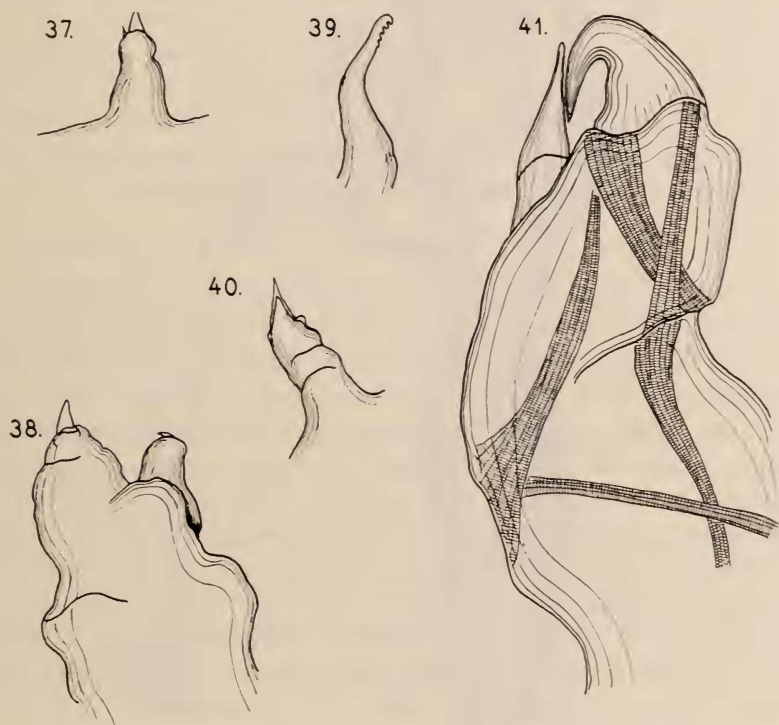
FIG. 36.

Jeune femelle au moment de la fécondation (stade VI). $\times 95$.

masse qui fait adhérer le filament, quatre paires de fragments d'exuvies maxillaires, ce qui permet de compter facilement le nombre de mues accomplies; il est intéressant de comparer ce phénomène avec celui décrit par F. ZANDT chez l'*Achtheres pseudobasanistes*: la sécrétion aux extrémités des Mx_2 est abondante chez ce dernier parasite et les mues des A_2 , Md et Mx_1 peuvent y adhérer en plus de celles des Mx_2 . L'auteur a pu suivre chez l'*Achtheres* les canaux amenant le liquide qui sera sécrété aux extrémités des Mx_2 et établir qu'ils viennent de la glande fronto-dorsale la plus postérieure. Par contre, chez *Salmincola mattheyi*, nous avons établi que la masse glandulaire fronto-dorsale correspondante a une fonction digestive, car un canal la relie à l'œsophage; en outre, le mâle et la femelle possèdent identiquement la même glande digestive. Alors que nous

pouvons définir les glandes digestives et excrétrices par le parcours précis de leurs canaux efférents, il existe par contre des masses glandulaires lobées, d'aspect moins compact, mais histologiquement semblables aux précédentes et qui sont dépourvues de canaux efférents; il est remarquable de constater que ces masses glandulaires lobées sont moins

abondantes chez le mâle que chez la femelle au stade VI, laquelle en possède un grand nombre: nous attribuerons à ces glandes un rôle dans la sécrétion maxillaire du bouton fixateur définitif; le mâle relâchant sa fixation maxillaire au stade VI ne possède frontalement qu'une paire de ces glandes (GF, fig. 51), d'ailleurs mal définies, que nous pouvons considérer comme des reliquats de la



Appendices de la femelle au stade VI.

Fig. 37: Antennule. — Fig. 38: Antenne. — Fig. 39: Mandibule.
Fig. 40: Maxillule. — Fig. 41: Maxillipède. $\times 300$.

masse sécrétrice ayant fabriqué le pédoncule fixateur; la femelle au stade VI possède frontalement cinq de ces organes glandulaires (GF, fig. 42); trois d'entre eux sont frontaux, le plus antérieur étant impair et représentant, comme chez le mâle, la glande du pédoncule. Plus profondément situées, immédiatement au-dessus des précédentes, il existe encore deux masses sécrétrices, de fonction

indéterminée qui correspondent peut-être aux futures glandes maxillaires.

Si nous comparons maintenant la femelle avec le mâle, nous noterons que, chez celui-ci, les glandes frontales ont fortement dégénéré, alors que chez celle-là elles ont poursuivi leur développement. Il est alors tentant d'expliquer cette différence par le fait que, chez la femelle, ces glandes seront chargées d'élaborer l'appareil définitif de fixation, absent chez le mâle. D'autre part, il faut remarquer que la médiocre quantité de substance agglutinante fournie à l'extrémité des griffes maxillaires durant les dix premiers jours de fixation apparaît insuffisante pour légitimer l'existence d'organes glandulaires aussi volumineux. Il serait donc possible que ces organes jouent en outre un rôle encore indéterminé.

La femelle au moment de l'accouplement.

Chez la femelle, au cours de la cinquième mue, un phénomène de croissance différentielle a fait passer les M_{xp} en avant des M_{x_2} (cf. fig. 35 et 36), et tandis que ces dernières ne se sont pas modifiées, les M_{xp} sont devenues des pinces puissantes (fig. 41), pourvues d'une musculature assurant leur bon fonctionnement; la femelle utilise ses M_{xp} pour saisir son hôte, ce qui lui permet d'approcher son extrémité céphalique de la peau du Poisson et de s'alimenter plus facilement; les autres appendices sont peu modifiés: les M_{x_1} (fig. 40) sont petites et terminées par une épine; les M_d (fig. 39) ont seulement augmenté de taille; les A_2 (fig. 38) sont trapues, formées de deux articles peu différenciés, le plus distal divisé en deux podites terminés chacun par une épine; les A_1 sont restées petites et uniarticulées (fig. 37) et portent deux épines de grandeur différente.

Extérieurement, la partie postérieure du corps présente deux à quatre sillons, de nombre et de situation inconstants, qui donnent au parasite un aspect vaguement annelé. Il est superflu d'ajouter que cette segmentation ne correspond en rien à la structure interne.

Nous pouvons comparer l'anatomie interne de la femelle au stade VI (fig. 42) avec celle de la larve nageuse: l'œil nauplien et son nerf optique, comme nous le savons, ont complètement disparu; il en est de même pour la paire de nerfs frontaux qui allaient probablement innerver l'appareil de fixation logé dans le front de la larve; le ganglion nerveux péri-œsophagien ne donne plus naissance

qu'à un nombre réduit de nerfs principaux: antérieurement à trois paires, ventralement à la paire maxillipédique et à la paire

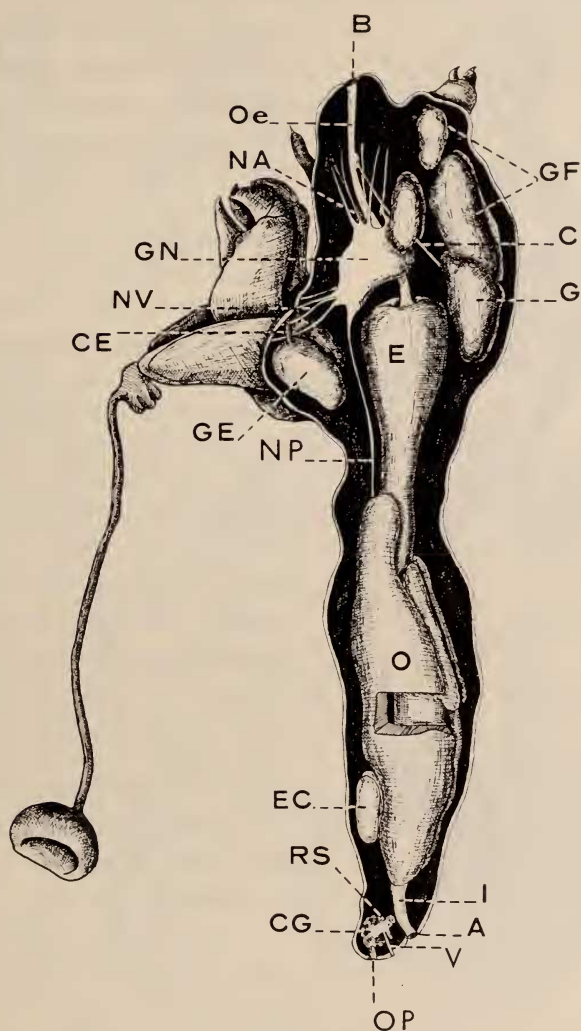


FIG. 42

Femelle au stade VI; anatomie interne. $\times 95$.

maxillaire, postérieurement enfin au nerf ventral impair. La glande maxillaire fronto-dorsale s'est considérablement développée; en avant de cette dernière glande, sous le front, on distingue une glande

bilobée, dont le canal débouche dans l'œsophage, et que nous qualifierons de digestive; au niveau des Mxp, nous retrouvons les deux glandes excrétrices avec leurs canaux qui atteignent l'extérieur en avant de la base des Mxp.

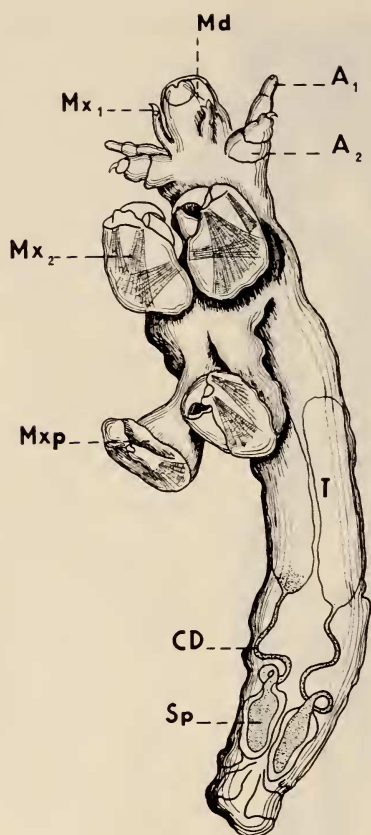


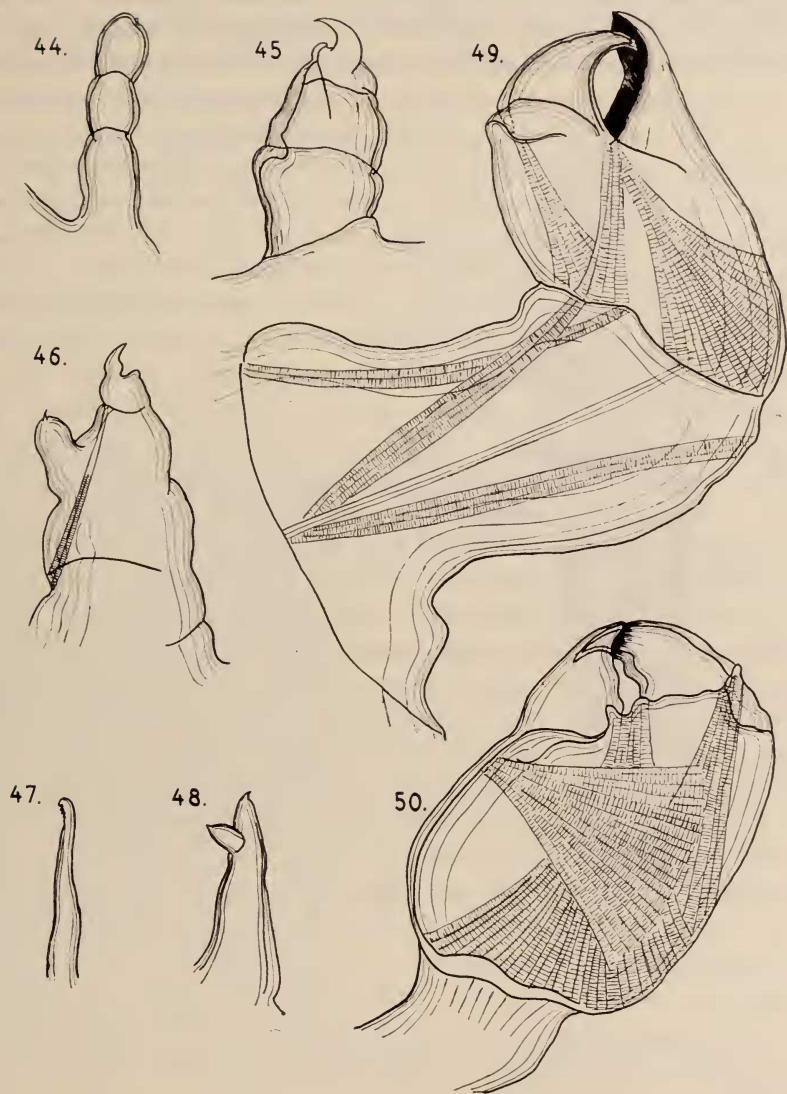
FIG. 43.
Mâle. $\times 95$.

tal, l'orifice de ponte, le réceptacle séminal impair et les deux courts vagins qui relient ce dernier à l'extérieur, ont atteint leur complet développement.

Le mâle au stade VI.

Le mâle est définitivement constitué (fig. 43); il a relâché sa fixation maxillaire et retrouvé sa mobilité; après la métamorphose,

De chaque côté du ganglion péri-œsophagien est placée une glande dont nous ne sommes pas en mesure de définir la fonction; peut-être joue-t-elle un rôle dans la sécrétion maxillaire. L'appareil digestif ressemble déjà fortement à celui de l'adulte; il se compose d'un œsophage, d'un estomac et d'un intestin, dont la structure est identique à celle de l'adulte; la limite entre l'estomac et l'intestin est marquée extérieurement par un étranglement à mi-longueur du corps. L'appareil génital n'a pas encore atteint son complet développement, ce qui n'empêche pas la femelle de s'accoupler à ce stade-là. Entre l'intestin et la paroi dorsale du corps sont placées de chaque côté les ébauches des glandes cémentaires. Les ovaires occupent tout l'espace libre; la gonade à ce stade ne renferme que des ovogonies. A l'extrémité postérieure du corps, l'appareil génital est prêt à fonctionner; le carrefour géni-



Appendices du mâle.

Fig. 44: Antennule. — Fig. 45: Antenne gauche; vue dorsale.
 Fig. 46: Antenne gauche; vue latéro-ventrale. — Fig. 47: Mandibule.
 Fig. 48: Maxillule. — Fig. 49: Maxille. — Fig. 50: Maxillipède. $\times 300$.

la taille est identique chez les deux sexes (1,1 mm.); mais tandis que la femelle continue à croître, le mâle, lui, ne grandit plus; il a atteint son complet développement en même temps que sa maturité sexuelle. Alors qu'il avait subi à la première mue la dégradation de tous ses organes de relation devenus inutiles, le mâle retrouve à sa cinquième mue des organes qui le préparent à la vie libre: les A_1 (fig. 44) sont à trois articles, dont la longueur relativement grande permet de distinguer à première vue les mâles des femelles; les A_2 (fig. 45 et 46) sont biarticulées, leur extrémité est bifide et chacun des podites porte une épine, les Md (fig. 47) et le bulbe buccal sont semblables à ceux de la femelle au même stade; les Mx_1 par contre sont bifides (fig. 48); la paire de Mx_2 (fig. 49) et la paire de Mxp (fig. 50) sont organisées en puissants organes de préhension; ce sont des pinces perfectionnées, formées d'une branche fixe et d'une mobile; les deux branches des Mxp sont pleines, tranchantes, et se croisent en se fermant, tandis que la partie mobile de la pince maxillipédique s'emboîte dans la partie fixe; un jeu perfectionné de muscles actionne ces pinces et les appendices qui les portent; les Mxp et les Mx_2 sont les membres locomoteurs qui permettent au mâle de se déplacer sur son hôte; la marche s'effectue comme suit: les appendices de la même paire effectuent toujours simultanément le même mouvement; le déplacement est lent; de temps à autre, un pas; de ses Mxp, l'animal va saisir la peau en avant, puis lentement relâche sa fixation maxillaire, amène ses Mx_2 près des Mxp et ainsi de suite; le *Salmincola* se cramponne toujours solidement au moyen de la paire qu'il vient de déplacer; si l'on tente de détacher le parasite de son hôte, on ne peut éviter le déchirement soit des Mx_2 , soit des Mxp. Le mâle se déplace d'environ 1 cm. en vingt-quatre heures, avec une allure qui évoque celle des Poux; s'il suit une arête, son déplacement est rectiligne, par exemple sur le bord d'une nageoire ou dans l'angle que forme la nageoire dorsale avec le dos; s'il se déplace sur une surface homogène, par exemple sur le flanc du Poisson, il change constamment de direction et ne fait que peu de chemin.

Abstraction faite de l'appareil sexuel et des glandes frontales dont nous avons parlé plus haut, l'anatomie interne est très semblable à celle de la femelle. L'appareil sexuel (fig. 51) occupe toute la moitié postérieure du corps; sa constitution est simple:

deux testicules s'allongent de chaque côté de l'intestin; leur longueur atteint le quart de celle du corps. Sur une coupe, on peut suivre, d'avant en arrière, les différents stades de la spermatogénèse; la partie postérieure du testicule contient donc les spermatozoïdes, qui vont être évacués par un des deux canaux déférents. Ces canaux déférents pairs forment une boucle à leur extrémité postérieure; les spermatozoïdes sont ensuite accumulés dans deux réservoirs à parois épaisses et chitineuses qui sont les spermatophores.

L'accouplement.

Quelques heures après avoir accompli la cinquième mue, mâles et femelles sont prêts à copuler. Sitôt libérés de leur fixation pédonculaire, les mâles commencent à se déplacer lentement tout en rongant la peau de leur hôte. S'ils se trouvent dans le voisinage immédiat d'une femelle, ils s'en approchent et s'apprêtent à la féconder. Expérimentalement, nous avons constaté que des femelles que le hasard avait placées à proximité des mâles sont toujours fécondées, tandis que des femelles fixées à quelques centimètres d'un endroit où se trouvent des mâles, ou isolées sur une nageoire, resteront vierges. Nous avons observé le processus de l'accouplement sur un alevin d'Omble infesté par trois mâles et deux femelles de *Salmincola mattheyi*; les parasites étaient disposés de la façon suivante:

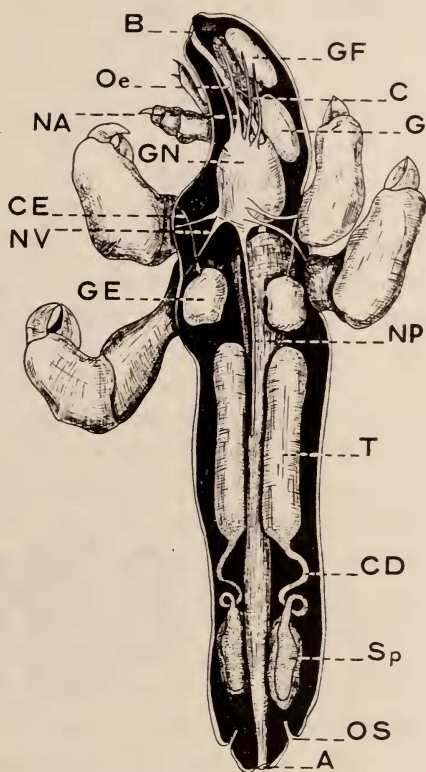


FIG. 51.

Mâle; anatomie interne. $\times 95$.

- 2 femelles entre les nageoires ventrales;
- 1 mâle entre les nageoires pectorales;
- 1 mâle à la base de la nageoire dorsale;
- 1 mâle à la base de la nageoire anale.



FIG. 52.

L'accouplement. $\times 65$.

Nous avons attendu durant une matinée entière, contrôlant les allées et venues des mâles; mais après ce laps de temps, rien ne s'étant produit, nous avons découpé et prélevé près de la nageoire dorsale le petit morceau de peau qui portait un mâle, et nous l'avons mis à proximité d'une femelle; le mâle s'approcha d'elle,

la saisit et alla se placer en position d'accouplement (fig. 52 et pl. 1, fig. 2), en se cramponnant à l'aide de ses Mx_2 sur la partie postérieure de sa partenaire; ainsi installé, le mâle se mit à palper le dernier segment du corps de la femelle avec ses appendices buccaux, puis il recourba son abdomen jusqu'à le faire passer entre ses Mx_2 , répéta rythmiquement ce mouvement, comme s'il frottait l'extrémité de son abdomen entre ses deux Mx_2 ; après quelques instants, il se redressa, puis recommença son manège; après une dizaine de minutes, les spermatophores furent éjaculés et mis en place, le mâle quitta la femelle, regagna la peau du Poisson qu'il recommença à ronger. Observée au microscopie une fois fixée, cette femelle avait bien été fécondée.

J'ai pu observer une fois un mâle isolé de toute femelle et qui frottait l'extrémité de son abdomen entre ses Mx_2 . Comme il n'y a pas de copulation proprement dite entre mâle et femelle, mais seulement dépôt des deux spermatophores sur le dernier segment de celle-ci, il ne serait pas impossible qu'un mâle qui n'a pas trouvé de femelle provoquât l'éjaculation de ses spermatophores.

Lors de la fécondation normale, le mâle évacue donc entre ses Mx_2 ses spermatophores et les colle sur les orifices des deux vagins, auxquels ils sont toujours exactement abouchés; le contenu des spermatophores se déverse dans les voies sexuelles femelles et les spermatozoïdes vont s'emmagasiner à l'intérieur du réceptacle séminal impair où ils attendent la maturité des œufs; les coques vides des deux spermatophores adhèrent aux orifices vaginaux de la femelle durant toute sa vie et sur les femelles adultes de *S. mattheyi* capturées dans la nature, on ne trouve jamais plus de deux de ces coques; c'est sur cette constatation que nous basons notre hypothèse que les femelles ne s'accouplent qu'une fois en leur vie. Par contre, N. FASTEN qui a étudié la biologie de *Salmincola edwardsii*, a observé sur les femelles de ce parasite jusqu'à six coques de spermatophores adhérant au dernier segment et il en a conclu que les femelles s'accouplaient en tout cas trois fois. Dans notre cas, l'accouplement a lieu au stade VI: les mâles meurent de un à trois jours après, tandis que quelques jours plus tard, les femelles se métamorphosent une sixième fois; c'est au cours de ce septième stade qu'elles acquerront leur complet développement. Si nous considérons les différences qui se présentent entre les femelles du stade VI et celles du stade VII et si nous insistons sur le fait qu'au moment de la

fécondation l'appareil sexuel femelle est encore en grande partie à l'état d'ébauche, nous pouvons dire que le stade VI, définitif pour le mâle, est encore un stade larvaire en ce qui concerne la femelle.

* * *

Il ne nous a malheureusement pas été possible d'assister à la dernière mue de la femelle; d'après quelques constatations préliminaires, interrompues par les événements de cette fin d'année 1939, il nous a seulement été possible d'établir que cette mue se produit entre le sixième et le vingt-cinquième jour après la fécondation. La transformation la plus frappante que nous présente le stade VII (pl. 1, fig. 1), est celle de l'organe maxillaire de fixation: les Mx_2 s'allongent, se développent, et le pédoncule qui les termine se transforme en un grand bouton de fixation. F. ZANDT décrit cette métamorphose de l'appareil fixateur chez l'*Achtheres pseudobasanistes* où la formation du disque commence après la sixième mue: « findet eine Massenausscheidung von Sekret in der ganzen Länge des Haftfadens durch Poren statt; dieses erstarrt in dem umgebenden Wasser rasch. Die lotrechte Richtung des Sekretflusses zu der Richtung des Haftfadens lässt sich leicht an der erstarrten Masse feststellen. »

Parallèlement, nous pourrions conjecturer des faits semblables chez *Salmincola mattheyi*: la sécrétion des masses glandulaires frontales sortirait à l'extrémité des Mx_2 et de là serait injectée sous l'épiderme du Poisson. Il nous semble peu probable que le pédoncule primitif puisse servir de canal au liquide, car la base de cet organe est séparée de l'extrémité distale des Mx_2 par la série des mues larvaires emboîtées; d'autre part, je n'ai pu retrouver, dans les parois du pédoncule, les pores qui, d'après ZANDT les cribleraient et par lesquels le liquide sécrété pourrait être évacué et venir enrober d'une masse visqueuse l'axe que formerait ainsi le filament fixateur. A mon sens, le passage de l'appareil larvaire à l'appareil définitif est très difficile à comprendre et si l'explication ingénieuse proposée par ZANDT chez l'*A. pseudobasanistes* est exacte, je dois dire que je n'ai pu la vérifier dans tous ses détails chez *S. mattheyi*. J'ai d'ailleurs fait quelques constatations, malheureusement trop peu nombreuses pour me donner une certitude, mais qui suggèrent un tout autre mécanisme: j'ai vu en effet une femelle de dix jours qui avait rompu sa

fixation maxillaire et se déplaçait sur la peau de son hôte. On pourrait supposer qu'il s'agit là d'un processus général et que la fixation définitive interviendrait après relâchement de la fixation larvaire. La femelle, dans cette hypothèse, se cramponnerait à son hôte au moyen de ses M_{xp} , et, enfonçant alors ses M_{x_2} sous l'épiderme, construirait le bouton fixateur définitif directement sous la peau du Poisson. Rappelons à ce propos que le bouton est fait d'une substance souple et plastique et qu'il est divisé en deux cavités par une cloison (fig. 1 et 2), chacune d'entre-elles étant en rapport avec un bras maxillaire. Il est intéressant de constater que la longueur du bouton de fixation (1,5 mm.) est double de celle du pédoncule primitif (0,7 mm.). En passant du stade VI au stade VII, l'appareil fixateur n'est pas seul à se modifier, puisque tous les appendices se transforment, à l'exception pourtant des mandibules. Nous ne reviendrons pas sur la description de la femelle au stade VII, ou femelle adulte, car nous lui avons déjà consacré un chapitre spécial.

Quelle est la durée de la vie des *Salmincola* ? A cette question nous avons pu, en ce qui concerne le mâle, répondre d'une manière précise: la mort suit de près l'accouplement, ce qui nous permet d'évaluer à quelques jours l'existence du mâle. Il est beaucoup plus difficile de fixer la longévité des individus femelles. J'ai cependant fait quelques observations qui apportent une solution, partielle tout au moins, au problème posé. Un Omble, infesté au Laboratoire, a survécu un mois; ce Poisson était porteur d'une femelle dont la taille, lorsque mourut son hôte, était encore bien inférieure à celle de l'adulte (pl. 1, fig. 1). Chez un autre Omble, porteur lors de sa capture d'une femelle adulte pourvue de sacs ovigères, la survie au laboratoire fut encore d'un mois; or, la déhiscence des sacs n'avait pas encore eu lieu. D'autre part, l'examen de la cavité abdominale des parasites montre que des femelles, porteuses de sacs ovigères, peuvent renfermer: soit des jeunes cordons ovariens riches en ovogonies, soit de gros ovules en formation, soit enfin de rares ovules disséminés. Ces faits rendent très possible l'hypothèse de deux pontes successives, et ce d'autant plus que le réceptacle séminal, vide dans le troisième cas, renfermait de nombreux spermatozoïdes dans les deux premiers.

Nous pouvons déduire de ces observations que l'incubation des œufs dure plus d'un mois, qu'il y a au moins deux pontes succes-

sives et que les premiers sacs ovigères apparaissent plus d'un mois après la fixation de la larve sur son hôte. La durée de la vie serait donc de trois mois au moins, probablement de quatre à cinq en réalité.

A la suite de cette étude, nous pouvons résumer le cycle évolutif complet de *Salmincola mattheyi* et le comparer avec celui que ZANDT a décrit chez *Achtheres pseudobasanistes*:

<i>Salmincola mattheyi</i> .	<i>Achtheres pseudobasanistes</i> .
Stade I libre, puis fixation pédonculaire frontale.	Stade I libre, puis fixation pédonculaire frontale.
Stade II, fixation pédonculaire par les Mx ₂ .	Stade II, fixation frontale.
Stade III, idem.	Stade III, fixation pédonculaire par les Mx ₂ .
Stade IV, idem.	Stade IV, idem.
Stade V, idem.	Stade V, idem.
Stade VI, différenciation des sexes; les ♀♀ ont conservé la même fixation, les ♂♂ ont retrouvé leur liberté et meurent après l'accouplement.	Stade VI, idem, différenciation des sexes.
Stade VII, ♀♀ adultes; fixation par les Mx ₂ , au moyen d'un bouton.	Stade VII, ♂♂ mûrs et libres, fixation des ♀♀ inchangée.

L'accouplement au stade VI est caractéristique de notre espèce; la petitesse des parasites à ce stade nous explique le fait que dans de nombreuses espèces se rattachant à la famille des *Lernaeopodidae*, les mâles, difficiles à découvrir, sont encore inconnus; nous n'avons pas eu le bonheur d'en trouver un seul, sur quelques 300 Ombles-Chevaliers observés. Si nous songeons à la durée relative de la vie dans les deux sexes, la chance de trouver un mâle est extrêmement faible, et ceci d'autant plus qu'ils ne mesurent qu'un millimètre environ, qu'ils sont translucides et qu'ils peuvent se détacher du Poisson au cours de la manipulation, si méticuleuse que puisse être cette dernière.

4. LA BIOLOGIE LARVAIRE.

Les conditions de vie de *S. mattheyi* sont liées à celles de l'Omble chevalier qu'il parasite: dans le Léman, l'Omble est un Poisson des grands fonds qui ne remonte qu'exceptionnellement au-dessus de 30 mètres; d'après les observations des pêcheurs, et comme nous l'avons déjà mentionné, il est toujours localisé entre 30 et 100 mètres. Dans ces zones, la température de l'eau est basse, variant entre

+5° et +11°; l'obscurité est pratiquement totale au-dessous de 40 mètres. Cette localisation de l'Omble dans les eaux profondes doit s'expliquer en partie par l'énergique phototactisme

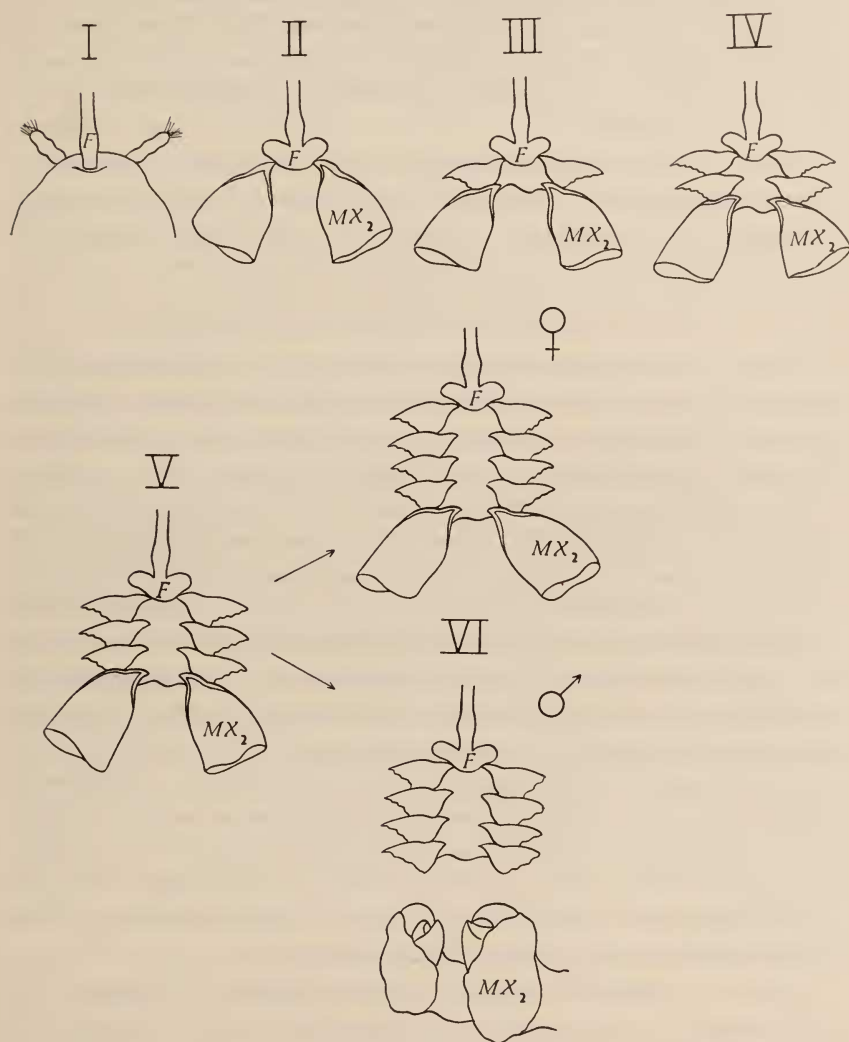


FIG. 53.

Schéma montrant les rapports de l'extrémité distale des Mx_2 avec la partie basale du filament fixateur, au cours de l'évolution larvaire et dans les deux sexes. Remarquer l'emboîtement des exuvies.

négalif que ces Poissons présentent et qu'il est facile de mettre en évidence en abandonnant à la surface du lac des alevins jusqu'alors élevés à la lumière. Ces jeunes Ombles descendent directement vers le fond. Or, le parasite, sous sa forme infestante, étant au contraire doué d'un phototactisme positif énergique qui tendrait à l'éloigner de l'hôte, il ne pourrait se reproduire dans les eaux éclairées (cf. p. 45). Il est fort possible que ces considérations donnent une explication tout au moins partielle de la spécificité parasitaire de notre Copépode.

Pour réunir les faits sur lesquels nous avons basé notre étude, la reconstitution du cycle évolutif du parasite au laboratoire a été nécessaire, et nos techniques finirent par tendre à la reproduction plus ou moins fidèle des conditions du milieu naturel.

LES CONDITIONS DE L'ÉCLOSION.

Nous ne reviendrons pas sur la description de l'éclosion proprement dite que nous avons déjà traitée dans le précédent chapitre, mais nous parlerons seulement des conditions biologiques indispensables à ce phénomène. Pour obtenir l'éclosion d'œufs au laboratoire, on choisit des femelles fraîches de *S. mattheyi* portant des sacs ovigères mûrs, qu'on reconnaît à leur teinte grisâtre. On détache ces sacs en les coupant au ras du corps. Il faut faire attention de ne pas entailler la membrane du sac, car l'eau pénètre alors à l'intérieur; les œufs se gonflent par osmose avant terme et peuvent être considérés comme perdus. La réussite de l'incubation dépend avant tout de la température à laquelle on opère; en hiver, durant les mois de novembre, décembre, janvier, février et mars, la technique est simple: les sacs ovigères sont placés dans des cristallisoirs remplis d'eau qu'on installe en plein air, dans un endroit à l'abri du vent, du soleil et du gel; on obtient ainsi facilement une température de $+4^{\circ}$ à $+12^{\circ}$; si des poussières s'accumulent dans les cristallisoirs, il est préférable de changer fréquemment l'eau, afin d'obtenir des larves dans un milieu propre.

Après une durée qui varie suivant le degré de maturité, les œufs éclosent; mais si après une quinzaine de jours l'éclosion ne s'est pas produite, c'est que les sacs étaient trop jeunes; l'incubation de tels sacs aboutit régulièrement à un échec. Il est intéressant de remarquer, que les deux sacs ovigères de la même femelle, placés dans les mêmes conditions de température, éclosent en

même temps. Les larves ainsi obtenues sont très agiles et vivent environ vingt-quatre heures. Dès les beaux jours du mois d'avril, la température s'élève déjà trop, les œufs n'éclosent plus. Nous avons alors essayé de mettre les sacs ovigères à l'eau courante ou dans un cristalliseur refroidi par un courant d'eau; mais la température de l'eau de Lausanne étant à cette saison de 14° , les résultats furent médiocres. Nous avons obtenu de temps à autre une éclosion, mais les larves produites sont peu agiles, vivent quelques heures seulement et sont trop faibles pour se fixer sur un Omble. Nous avons aussi essayé de mettre incuber nos sacs ovigères dans une armoire frigorifique; les résultats ne furent pas brillants. Une basse température (0 à $+3^{\circ}$) augmente par trop la durée d'incubation, les embryons meurent pour la plupart et les larves qui naissent sont faibles. Ne pouvant disposer en été d'une température constante entre $+4^{\circ}$ et $+11^{\circ}$, et pour éviter de construire un appareil qui m'aurait donné ces températures mais qui aurait été difficile à mettre au point, je me suis décidé à poursuivre mes essais dans le milieu naturel de *Salmincola mattheyi*, c'est-à-dire au fond du lac. Cette technique me prit beaucoup de temps, mais d'excellents résultats me récompensèrent. Voici comment j'ai procédé: au large de Rolle, près de la station de pêche des Ombles, j'ai ancré une bouée et sur le filin de 40 mètres reliant le corps mort à l'indicateur flottant de la surface, j'attachais par 30 mètres de fond des éprouvettes, fermées avec de l'organdi, et qui contenaient des sacs ovigères à incuber; afin de ne pas laisser échapper une éclosion, chaque matin et chaque soir, alors qu'une fraîcheur relative règne sur le lac, j'allais remonter à la surface ma « station d'élevage »; les larves ainsi obtenues sont robustes; conservées une nuit à la glace dans un thermos elles demeurent très agiles le lendemain et capables de se fixer sur un Omble; nous avons pu déterminer par cette méthode que les larves vivent trois jours au fond du lac, alors qu'au laboratoire, dans les mêmes conditions de température, nous n'avons jamais pu les garder vivantes plus de vingt-quatre heures.

Le Phototactisme.

Comme nous l'avons déjà mentionné, les larves nageuses sont douées d'un phototropisme si énergique, qu'en milieu éclairé, elles n'obéissent qu'aux excitations lumineuses.

Nous avons procédé sur ce point à des expériences simples, mais qui n'en sont pas moins démonstratives. Voici la technique: nous avons pris un tube de verre de 15 cm. sur 1,5 cm. de diamètre, rendu opaque sur toute sa longueur, les deux extrémités restant seules transparentes; nous avons introduit des larves nageuses très agiles dans l'eau de ce tube; en l'immergeant fréquemment dans de la glace fondante, nous maintenons les larves à leur température optimale. Remarquons qu'à température trop élevée (au-dessus de 11°) les larves deviennent indifférentes aux excitations lumineuses, que leurs mouvements se ralentissent et que la mort s'en suit si cet état se prolonge. Notre méthode empirique consiste à amener, par l'action de la lumière blanche, toutes les larves à une extrémité du tube. Si nous transportons ce dernier à l'obscurité, les larves ainsi groupées mettent trois à quatre minutes pour se répandre uniformément dans toute sa longueur, tandis que si nous éclairons maintenant uniquement son autre extrémité, toutes les larves le traversent et viennent se réunir vers la partie éclairée. Nous avons observé les réactions des larves pour différentes gammes chromatiques: les larves sont premièrement amenées à une extrémité du tube au moyen de lumière blanche, puis nous observons si une autre radiation est capable de les faire traverser le tube. Nous n'avons pu, faute d'un équipement suffisant, donner à ces observations la précision exigée pour des mesures physiques: d'une façon générale, la lumière blanche est plus active que les radiations monochromatiques, parmi lesquelles l'effet le plus intense est obtenu avec les courtes longueurs d'ondes: les larves, excitables, par le bleu, le vert, le jaune et l'orangé, ne réagissent plus au rouge.

Ces indications, d'ordre purement qualitatif, ne tiennent pas compte de l'intensité lumineuse; j'ai dû travailler avec une instrumentation de fortune: lampes et écrans colorés, dont les caractéristiques physiques n'étaient pas définies. Cependant, certaines observations montrent clairement que l'importance de la longueur d'onde est plus grande que celle de l'intensité; celle-ci, singulièrement un verre de cobalt épais, ne laissant filtrer que peu de lumière, agit aussi énergiquement sur les larves que l'illumination, relativement brillante, issue d'une lampe jaune. Je me réserve d'ailleurs de reprendre ces recherches dès que je pourrai disposer de l'outillage nécessaire. Je ferai encore remarquer que dans

les profondeurs du lac où vivent l'Omble et son hôte, l'énergie lumineuse est très faible et limitée précisément à ces radiations de courtes longueurs d'ondes, auxquelles les larves de *Salmincola mattheyi* sont sensibles. Puisque à la profondeur où évoluent nos parasites, la fixation n'est pas influencée par le phototactisme, il faut admettre que l'intensité lumineuse est déjà si affaiblie qu'elle se trouve en dessous du seuil de perception.

FASTEN a constaté chez la larve infestante de *Salmincola edwardsii* un phototropisme positif pour une forte intensité lumineuse seulement et a basé sur cette constatation un ingénieux procédé pour lutter contre l'infection des viviers à truites par ce parasite: il éclaire à la lampe à arc et récolte au moyen d'un filet de gaze les larves attirées à la surface. Une autre larve infestante de *Lernaeopodidae* très phototrope est celle de l'*Achtheres pseudo-basanistes*, citée par ZANDT.

L'infestation.

En raison de leur phototropisme, les larves, dans les conditions expérimentales, ne vont se fixer sur leur hôte que dans une obscurité pratiquement profonde: la technique d'infestation consiste de nouveau à placer le parasite et son hôte dans un milieu semblable au milieu naturel. Nous avons introduit à l'obscurité des larves nageuses dans un bac de deux à trois litres d'eau contenant un Omble. La température de cette eau est maintenue basse en ajoutant de la glace ou en plaçant le bac dans un frigorifique; après cinq ou six heures, la majorité des larves étant fixées sur leur hôte et ne risquant plus d'être entraînées, nous rendons au Poisson l'eau courante indispensable. Mais, comme j'ai pu le constater, les larves déjà fixées sont encore capables d'obéir à leur phototropisme et de relâcher leur fixation, tant qu'elles ne sont pas métamorphosées en deuxième stade copépodite, ce qui correspond à la perte des appendices natatoires; nous devons alors, par mesure de sécurité, maintenir le Poisson infesté pendant deux jours à l'obscurité.

Il est intéressant de constater la répartition des larves fixées sur tout le corps du Poisson; au début de la fixation, elle est très uniforme, puis de jour en jour disparaissent les larves fixées sur les parties du corps de l'hôte les plus exposées aux frottements avec les parois de l'aquarium, de sorte qu'après cinq ou six jours,

des larves ne s'observent plus que sur les nageoires pectorales, sur la partie des opercules protégée par ces nageoires, sur le dos et sur les nageoires dorsales et ventrales. Lors de la capture des *Salmincola mattheyi* sur les Ombles du Léman, nous avons établi la répartition (fig. 54) moyenne des parasites à la surface du corps; la statistique obtenue se rapproche de la précédente, mais, en aqua-

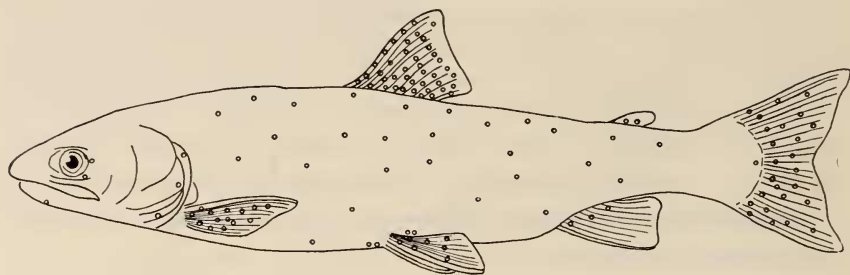


FIG. 54.

Schéma représentant la répartition moyenne des parasites sur l'Ombre.

rium, la partie caudale du poisson est en perpétuel frottement avec les parois, ce qui la débarrasse de ses larves; dans la nature, les *Salmincola* abondent autant sur la queue que sur les autres nageoires; les flancs et la tête sont par contre beaucoup moins parasités que les nageoires et la zone périphérique qui les porte.

Nous avons infesté des Ombles de 20 à 25 cm. et des alevins d'Ombles. Pour prélever les parasites à différents âges chez l'hôte adulte, nous devions couper, chez le Poisson vivant, le fragment de nageoire porteur de larves, tandis qu'en opérant avec des séries d'alevins, il nous suffisait de fixer tout entier l'alevin infesté. Grâce à ces diverses techniques, nous avons pu observer le développement dans les 15 premiers jours.

Nous nous sommes ensuite demandé si notre Copépode parasite était spécifique de l'Ombre-Chevalier et pour trancher la question, nous avons essayé de le mettre en présence d'autres espèces de Poissons; nous avons réussi à infester très facilement des *Trutta fario* L. de 10 cm., qui ont malheureusement péri quelques jours après l'infestation; cependant nous avons ainsi appris que *Salmincola mattheyi* se développe normalement sur la Truite jusqu'au stade V. Il est curieux de constater l'extrême sensibilité de la Truite

aux petites lésions cutanées provoquées par la fixation du parasite. Nous sommes en effet enclins à croire que ces Poissons sont morts directement des suites de l'infestation, car les témoins vivent très longtemps au laboratoire. Si dans la nature, *S. mattheyi* ne se rencontre pas sur la Truite, c'est que cette dernière habite des eaux éclairées, condition fatale à la transmission de notre parasite.

Nous avons essayé en vain d'infester un représentant des *Percidae*, *Perca fluviatilis*, et un représentant des *Cyprinidae*, *Phoxinus laevis*; nous n'avons pu obtenir la fixation de larves infestantes sur ces espèces.

Nous avons l'intention de revenir prochainement sur cet intéressant problème de la spécificité parasitaire.

CONCLUSIONS

Je terminerai ce travail par un bref résumé de mes recherches.

Sur les Ombles-chevaliers du Léman, se rencontre très fréquemment un Copépode cuticole, qui, chose étrange, n'avait jamais été décrit jusqu'ici. En dehors de caractères morphologiques bien nets, l'espèce que j'ai nommée *Salmincola mattheyi*, se distingue de tous ses congénères par le fait qu'il ne se fixe jamais sur les branchies, mais uniquement sur la peau et les nageoires de son hôte.

J'ai pu suivre le développement de cet animal et obtenir au laboratoire l'infestation expérimentale de l'Omble. De l'œuf sort la larve copépodite nageuse qui se fixe sur son hôte au moyen d'un appareil lequel est frontal tout d'abord, puis maxillaire. La femelle demeure définitivement reliée à son hôte, alors que le mâle reprend sa liberté. Au bout de dix jours, la détermination sexuelle est accomplie et la copulation a lieu, acte auquel le mâle ne survivra que peu d'heures. La femelle, au contraire, subsiste plusieurs mois.

Le développement est accompagné de mues dont j'ai pu établir le nombre et la durée exacte, pour les deux sexes. J'ai pu enfin décrire avec beaucoup de précision l'organisation du parasite à tous les stades de son existence.

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

A	Anus.	LS	Lèvre supérieure.
A ₁	Antennule.	M	Muscles stomacho-pariétaux.
A ₂	Antenne.	Me	Membrane frontale.
B	Bulbe buccal.	Md	Mandibule.
BF	Bouton fixateur.	MG	Masse glandulaire.
C	Canal efférent de la glande sécrétrice G.	Mx ₁	Première maxille.
CD	Canal déférent.	Mx ₂	Deuxième maxille.
CE	Canal excréteur maxillipédique.	Mxp	Maxillipède.
CG	Carrefour génital.	NA	Nerfs antérieurs.
E	Estomac.	NO	Nerf optique impair.
EC	Ebauche des canaux génitaux.	NP	Nerf postérieur impair.
F	Filament fixateur.	NV	Nerfs ventraux.
FC	Fossette ciliée.	O	Ovaire.
G	Glande sécrétrice œsopha- gienne.	Oc	Œil.
GC	Glande cémentaire.	Oe	Œsophage.
GE	Glande maxillipédique excré- trice.	OP	Orifice de ponte.
GF	Glande frontale.	OS	Orifice sexuel.
GN	Ganglion nerveux périœso- phagien.	Pr ₁	Premier péréopode.
GO	Gonade.	Pr ₂	Second péréopode.
GS	Glande sécrétrice du filament.	R	Rectum.
I	Intestin.	RS	Réceptacle séminal.
LI	Lèvre inférieure.	S	Sphincter.
		SO	Sac ovigère.
		Sp	Spermatophore.
		T	Testicule.
		V	Vagin.

AUTEURS CITÉS

-
1913. BAUMANN, F. *Parasitische Copepoden auf Coregonen. Ein Beitrag zur Kenntnis der parasitischen Copepoden der Schweiz.* R. S. Zool., vol. 24.
1939. DEDIE, O. *Un nouveau Copépode parasite de l'Omble-Chevalier.* C. R. Soc. Biol., sous presse.
1914. FASTEN, N. *Fertilization in the parasitic Copepod, Lernaeopoda edwardsii Olsson.* Biol. Bull. Woods Hole, vol. 27.
1921. — *Studies on parasitic Copepods of the genus Salmincola.* Amer. Nat., vol. 55.
1890. FATIO, V. *Faune des vertébrés de la Suisse, Poissons.* Vol. 5, 2^{me} partie. Genève et Bâle.
- 1895-1901. FOREL, F.-A. *Le Léman. Monographie limnologique,* vol. 2 et 3. Lausanne.

1937. GOULIART, M. *Recherches sur les Copépodes parasites (Biologie, Spermatogénèse et Ovogénèse)*. Thèse. Lille.
1926. MESSJATZEFF. *Parasitische Copepoden aus dem Baikal-See*. Arch. f. Naturgesch., Abt. A.
1928. — *Salmincola omuli, S. cottidarum, S. baicalensis*. Lake Baikal. Ibid., Hft. 4 (92A).
1909. NERESHEIMER, E. *Studien über Süßwasser-Lernaeopodiden*. Ber. Kgl. Bayr. Biol. Versuchstation, München.
1909. — *Copepoden*, in BRAUER, A.: « Die Süßwasserfauna Deutschlands », Jena.
1928. PETERFI, T. *Methodik der wissenschaftlichen Biologie*. Berlin.
1915. THIÉBAUD, M. *Copépodes*. Catalogue des Invertébrés de la Suisse, fasc. 8. Genève et Bâle.
1937. WAGLER, E. *Crustacea*, in BROHMER, P.: « Die Tierwelt Mitteleuropas », Leipzig.
1915. WILSON, C. B. *North American Parasitic Copepods belonging to the Lernaeopodidae, with a revision of the entire family*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 47.
1924. ZANDT, F. *Fischparasiten des Bodensees*. Zentralbl. f. Bakter., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. 92.
1935. — *Achtheres pseudobasanistes* N., syn. *Basanistes coregoni* Neresheimer. *Die postembryonale Entwicklung u. geographische Verbreitung eines Lernaeopodiden*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 60.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Salmincola mattheyi n. sp.

FIG. 1. — Jeune femelle; début du stade VII.

FIG. 2. — Accouplement; le mâle, à la partie inférieure du cliché, dépose ses spermatophores, au moyen de ses Mxp sur les orifices de ponte de la femelle.

FIG. 3. — Femelle adulte avec ses sacs ovigères.
